SCIENCE LIBRARY
QK
671
.H2
1918

MICHIGAN STATE UNIVERSITY
LIBRARY
JUN 29 2016
WITHDRAWN

PHYSIOLOGISCHE

PFLANZENANATOMIE

VON

DR G. HABERLANDT
O. Ö. PROFESSOR DER BOTANIK, DIREKTOR DES PFLANZENPHYSIOLOGISCHEN INSTITUTS DER UNIVERSITÄT BERLIN

FÜNFTE, NEUBEARBEITETE UND VERMEHRTE AUFLAGE

MIT 295 ABBILDUNGEN IM TEXT

LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1918

44108

Alle Rechte, insbesondere das der Übersetzung, vorbehalten.

PRINTED IN GERMANY

S. SCHWENDENER

BEIM EINTRITT IN SEIN NEUNZIGSTES LEBENSJAHR

MIT DEM AUSDRUCK

FREUNDSCHAFTLICHER VEREHRUNG

ZUGEEIGNET

VORWORT

zur ersten Auflage.

Wenn das Gefühl einer gewissen Unzulänglichkeit keinem Autor eines wissenschaftlichen Werkes erspart bleibt, der seine Aufgabe ernst genommen, so muß sich diese Vorwortstimmung in verstärktem Maße dann einstellen, wenn die herauszugebende Arbeit den ersten Versuch einer einheitlichen und abgerundeten Darstellung der Ergebnisse bildet, die eine neue Forschungsrichtung, auf wohlbegründeten Fundamenten weiterbauend, in rascher Folge zutage gefördert hat. Eine solche Zusammenfassung bildet den Hauptinhalt des vorliegenden Buches.

Ich bin mir der Schwierigkeiten, welche sich gegenwärtig der Abfassung einer »physiologischen Pflanzenanatomie« entgegenstellen, wohl bewußt. Allein gerade die vorliegende Arbeit lehrte mich immer deutlicher, daß diese Schwierigkeiten nicht in der Natur der Sache begründet sind, sondern bloß auf der Mangelhaftigkeit unserer derzeitigen Kenntnisse beruhen. Um so notwendiger erschien es mir aber, auch den Beweis hierfür zu erbringen, und die Gewißheit, auf einem prinzipiell richtigen — ich will nicht sagen einzig richtigen — Standpunkte zu stehen, kam mir bei der Abfassung dieses Buches sehr zustatten.

Der vorliegende Grundriß stellt sich zunächst die Aufgabe, den Anfänger in die physiologische Pflanzenanatomie einzuführen. Auf Schritt und Tritt soll er ihm darlegen, daß anatomischer Bau und physiologische Leistung in innigem Zusammenhange stehen. Es mußte deshalb auf die typischen Erscheinungen im anatomischen Bau der Pflanzen das Hauptgewicht gelegt werden; alle Abweichungen von denselben, die ja in physiologischer Hinsicht noch vielfach unaufgeklärt sind, mußten weit mehr in den Hintergrund treten, als man dies in der deskriptiven Pflanzenanatomie gewohnt ist. Statt einer mehr oder minder vollständigen Aufzählung und gleichmäßigen Besprechung der Einzelfälle war häufig die Schilderung eines lehrreichen Beispieles breiter auszuspinnen. — Um aber der physiologischen Pflanzenanatomie, welche besonders Ursache hat, in das »Gott schütze mich vor meinen Freunden!« einzustimmen, keine kritiklosen Anhänger zu erwerben, wurden die noch hypothetischen Dinge in diesem Buche stets ausdrücklich als solche bezeichnet oder doch wenigstens als spezielle Ansichten der betreffenden Forscher hingestellt. Solch vorsichtiges Referieren und Zurückhalten der eigenen Meinung kann selbstverständlich in einem Werke, das sich zunächst als Lehrbuch gibt, und in welchem deshalb die Polemik bloß prinzipiell wichtige Fragen betreffen darf, nicht gut umgangen werden.

Ich gebe mich der Hoffnung hin, daß der vorliegende Grundriß auch dem Fachgenossen von einigem Interesse sein werde. Er wird zu beurteilen haben, ob die physiologische Einteilung der Gewebesysteme, wie sie in diesem Buche zum erstenmal praktisch durchgeführt wird, den Überblick über die Mannigfaltigkeit des anatomischen Baues der Pflanzen erleichtert und ob durch sie die einzelnen Tatsachen mit den verwandten Erscheinungen richtig und ungezwungen verkettet werden. In beiden Beziehungen war ich ernstlich bestrebt, die Vorzüge der anatomisch-physiologischen Einteilungsweise in das rechte Licht zu setzen. Ebenso trachtete ich nach möglichster Abrundung und Gleichmäßigkeit in der Darstellung der einzelnen Abschnitte. Es lag in dieser Hinsicht die Versuchung nahe, einzelne Abschnitte, wie z. B. jenen über das mechanische System, mit unverhältnismäßiger Breite darzustellen, andere dagegen über Gebühr zu verkürzen. Zur Vermeidung des letzteren Fehlers waren natürlich eigene Untersuchungen notwendig, deren kurz zusammengefaßte Ergebnisse in fast allen Abschnitten dieses Buches zerstreut sind. — Einer besonderen Rechtfertigung bedarf es vielleicht, daß ich die Zellenlehre ganz in der Lehre von den Geweben aufgehen ließ. Allein ich glaube, daß dies vom anatomisch-physiologischen Standpunkt aus nur konsequent ist: denn die einzelne Zelle erlangt ihre physiologische Bedeutung erst im Verbande mit anderen Zellen; Bau und Anordnung lassen sich bei dieser Betrachtungsweise nicht gut trennen. —

Von den zwölf Abschnitten dieses Buches sind fünf bereits an anderer Stelle veröffentlicht worden. Infolge einer freundlichen Aufforderung von Seite des Herrn Hofrates Prof. Dr. Schenk verfaßte ich für den II. Band des von ihm herausgegebenen »Handbuches der Botanik« eine längere Abhandlung über »die physiologischen Leistungen der Pflanzengewebe«, aus welcher die Abschnitte über die Hautgewebe, das mechanische System, das Assimilationssystem, die stoffleitenden Gewebe und das Durchlüftungssystem, allerdings in vielfach erweiterter und auch veränderter Form, in das vorliegende Buch herübergenommen wurden.

Von den 140 Holzschnitten, welche das Buch illustrieren, ist der größere Teil nach Originalzeichnungen angefertigt worden. Davon sind 28 bereits in meiner obenerwähnten Abhandlung zum Abdruck gelangt; der übrige Teil wurde neu geschnitten, und es ist mir eine angenehme Pflicht, dem Herrn Verleger für seine gewohnte Liberalität in dieser Hinsicht meinen besten Dank auszusprechen. —

Es sind nunmehr zehn Jahre verstrichen, seitdem durch das Erscheinen von Schwendeners »Mechanischem Prinzip im anatomischen Bau der Monokotylen« die anatomisch-physiologische Forschungsrichtung über das Niveau gelegentlicher, bloß tastender Versuche erhoben und mit einem Schlage zu einer selbständigen, ihrer Ziele sich klar bewußten Richtung gestempelt wurde. Möge das vorliegende Buch einen befriedigenden Abschluß des ersten Dezenniums bilden, auf welches die neue Richtung zurückblicken darf, und möge es zu manchen neuen Untersuchungen auf diesem Gebiet anregen!

Graz, den 3. Mai 1884.

G. H.

VORWORT

zur zweiten Auflage.

In den zwölf Jahren, die seit dem Erscheinen der ersten Auflage dieses Buches verflossen sind, ist die physiologische Pflanzenanatomie so wesentlich gefördert worden, daß eine sehr beträchtliche Vermehrung des Inhaltes bei Bearbeitung der vorliegenden zweiten Auflage nicht zu umgehen war. Der Umfang des Werkes hat um fast 10 Bogen zugenommen, die Anzahl der Abbildungen ist um 95 vermehrt worden, wovon die große Mehrzahl nach Originalzeichnungen neu angefertigt wurde. Aus einem »Grundriß« ist ein so ausführliches Lehrbuch geworden — ein Handbuch wage ich es kaum zu nennen, da manche verdienstliche Arbeit unberücksichtigt, manche streitige Frage unerörtert bleiben mußte. Untersuchungen, die bloß zur Verbreiterung unserer anatomisch-physiologischen Kenntnisse beitrugen, ohne sie auch zu vertiefen, habe ich stets nur flüchtig berührt oder auch ganz beiseite gelassen.

Im Plan der Darstellung, sowie in der Anordnung des Stoffes wurde keine wesentliche Änderung getroffen. Abgesehen von der »Einleitung« hat sich im ersten Abschnitt ein ausführliches Kapitel über den Bau und die Funktionen der typischen Pflanzenzelle als wünschenswert erwiesen. Vor dem Abschnitt über das sekundäre Dickenwachstum wurde ein neuer Abschnitt über »Apparate und Gewebe für besondere Leistungen« eingeschaltet, in welchem hauptsächlich die Bewegungsgewebe sowie die reizperzipierenden und reizleitenden Organe und Gewebe besprochen werden. Soweit auch die Thallophyten Berücksichtigung fanden, wurden die betreffenden Kapitel am Schluß der einzelnen Abschnitte eingeschaltet. Endlich habe ich die beiden Abschnitte über das normale und das anormale Dickenwachstum zu einem verschmolzen.

Auch in der vorliegenden Auflage werden in fast jedem Abschnitte die Ergebnisse neuer eigener Untersuchungen in Kürze mitgeteilt.

Schließlich möchte ich dem Herrn Verleger für die Bereitwilligkeit, mit welcher er auf die so bedeutende Vermehrung des Umfanges und der Abbildungen meines Buches eingegangen ist, auch an dieser Stelle den besten Dank aussprechen.

Graz, am 26. September 1896.

G. H.

VORWORT

zur dritten Auflage.

Die Bearbeitung der dritten Auflage dieses Buches ist von denselben Gesichtspunkten aus unternommen worden, wie die der zweiten. Jeder Abschnitt weist zahlreiche Änderungen und Zusätze auf, ohne daß dadurch, wie ich hoffe, die Einheitlichkeit der Darstellung zu Schaden gekommen ist. Die wesentlichste Änderung und Erweiterung besteht darin, daß an Stelle des provisorischen Abschnittes über »Apparate und Gewebe für besondere Leistungen« drei neue Abschnitte getreten sind, die den Rahmen der physiologischen Pflanzenanatomie vervollständigen: die Abschnitte über das Bewegungssystem, die Sinnesorgane, und die Einrichtungen für die Reizleitung.

Der Umfang des Buches ist um ungefähr 4 Bogen vermehrt worden, die Anzahl der Abbildungen ist von 235 auf 264 gestiegen. Die Mehrzahl der neuen Figuren wurde nach Originalzeichnungen angefertigt. Da mit dem Druck im Juli 1903 begonnen wurde, so konnten die seither erschienenen Arbeiten nur noch teilweise berücksichtigt werden.

Mit dem Erscheinen der dritten Auflage tritt dieses Buch in das dritte Dezennium seiner Wirksamkeit. Möge es jung genug geblieben sein, um auch fernerhin nicht nur belehrend und überliefernd, sondern vor allem auch anregend wirken zu können.

Neapel, Ostern 1904.

G. H.

VORWORT

zur vierten Auflage.

Auch die vierte Auflage dieses Buches weist zahlreiche Änderungen und Zusätze auf. So erwies es sich als vorteilhaft, am Schlusse des Abschnittes über das mechanische System ein Kapitel über »Einrichtungen für besondere mechanische Leistungen« unterzubringen. Im Abschnitte über das Speichersystem werden jetzt auch die »Speichergewebe für Atmungsstoffe« sowie die »Speichergewebe für ökologische Zwecke« besprochen. Eine fast vollständige Umarbeitung und entsprechende Erweiterung hat der Abschnitt über die Sinnesorgane erfahren. Daß in verschiedenen Abschnitten auch die Ergebnisse neuer eigener Beobachtungen in Kürze mitgeteilt werden, sei nebenher bemerkt. Wenn trotz dieser Vermehrung des Stoffes der Umfang des Buches nur um ungefähr zwei Bogen gewachsen ist, so war dies nur möglich, weil an verschiedenen Stellen gekürzt und gestrichen wurde. Die Anzahl der Abbildungen ist von 264 auf 291 gestiegen.

Ein freundlicher Zufall will es, daß die vierte Auflage dieses Werkes fünfundzwanzig Jahre nach dem Erscheinen der ersten veröffentlicht wird. Das bedeutet für ein wissenschaftliches Werk in unserer Zeit ein nicht geringes Alter. Doch wird, wie ich hoffe, der Leser die verjüngende Wirkung erkennen, die auf das Buch die stete Weiterentwickelung der physiologischen Pflanzenanatomie ausübt. Eine Forschungsrichtung, die nach der Bedeutung des Geschauten für das Leben fragt, kann nicht altern. Ihr winken stets neue Probleme und Erfolge.

Graz, am 17. September 1909.

G. H.

VORWORT

zur fünften Auflage.

Schon vor einigen Jahren teilte mir die Verlagsbuchhandlung mit, daß es Zeit sei, an die Bearbeitung der fünften Auflage dieses Werkes zu gehen. Verschiedene andere Verpflichtungen, vor allem aber der Ausbruch des Weltkrieges verzögerten die Arbeit, so daß ich sie erst zu Beginn dieses Jahres in Angriff nehmen konnte.

Auch diesmal war ich bemüht, den ursprünglichen Charakter des Buches, das ich vor einem Menschenalter mit dem Wagemut der Jugend in die Welt geschickt habe, möglichst unangetastet zu lassen.

Dem Herrn Verleger danke ich bestens für die Mühe, die er sich gegeben hat, um die Schwierigkeiten der Drucklegung zu bewältigen. Meinem Assistenten Herrn Hans Melchior bin ich für seine Mithilfe bei der Durchsicht der Korrekturbogen und für die Herstellung des Sachregisters gleichfalls zu vielem Dank verpflichtet.

Berlin-Dahlem, Weihnachten 1917.

G. H.

INHALTSÜBERSICHT.

Seite

Einleitung 1
Anmerkungen 11

Erster Abschnitt. Die Zellen und Gewebe der Pflanzen.

I. Die Zelle 13
A. Wesen und Bedeutung der Pflanzenzelle 13
B. Der Bau und die Funktionen der typischen Pflanzenzelle 16
1. Allgemeines über das Protoplasma 16
2. Die Plasmahaut 20
3. Der Zellkern 22
4. Die Chromatophoren 30
5. Der Zellsaft 34
6. Die Zellhaut 36
C. Die Größe der Pflanzenzellen 41
D. Die Ursachen und Vorteile des zelligen Baues der Pflanzen 43
II. Die Gewebe 46
A. Die Entstehung der Gewebe 46
B. Die physiologischen Leistungen der Gewebe 52
C. Die anatomisch-physiologische Einteilung der Gewebe 57
Anmerkungen 60

Zweiter Abschnitt. Die Bildungsgewebe.

I. Allgemeines 70
II. Das Urmeristem 74
A. Randzellen und Scheitelzellen 74
B. Vegetationspunkte mit einer Scheitelzelle 76
C. Vegetationspunkte mit mehreren Scheitelzellen 78
III. Die primären Meristeme 87
IV. Die Folgemeristeme 91
Anmerkungen 92

Dritter Abschnitt. Das Hautsystem.

I. Allgemeines 97
II. Die Epidermis 98
A. Die einschichtige Epidermis 99
1. Die Zellformen 99
2. Die Außenwände und Wachsüberzüge 99
3. Die Seiten- und Innenwände 107
4. Der Zellinhalt 109
5. Nebenfunktionen der Epidermis 113

Seite
B. Die mehrschichtige Epidermis 11
C. Die Anhangsgebilde der Epidermis 11
III. Das Periderm 12
A. Der Kork 12
B. Das Phellogen 13
IV. Die Borke 13
V. Das Hautsystem der Thallophyten 13
VI. Die Entwickelungsgeschichte des Hautsystems 13
Anmerkungen 13

Vierter Abschnitt. Das mechanische System.

I. Allgemeines 14
II. Die mechanischen Zellen (Stereiden) 14
A. Gestalt und Bau der mechanischen Zellen 14
1. Bastzellen 14
2. Libriformzellen 14
3. Kollenchymzellen 14
4. Sklerenchymzellen 15
B. Die Elastizität und Festigkeit der mechanischen Zellen 15
III. Die mechanischen Bauprinzipien 15
A. Die Biegungsfestigkeit 15
B. Die Zugfestigkeit 15
C. Die Druckfestigkeit 15
1. Festigkeit gegen longitudinalen Druck 15
2. Festigkeit gegen radialen Druck 15
IV. Die Anordnung der mechanischen Gewebe 15
A. Herstellung der Biegungsfestigkeit 16
1. Zylindrische Organe 16
2. Bilaterale Organe 16
3. Die mechanischen Einrichtungen zur Erhaltung der Querschnittsform . . . 16
4. Die mechanischen Einrichtungen für den interkalaren Aufbau 17
B. Herstellung der Zugfestigkeit 17
C. Herstellung der Druckfestigkeit 17
1. Festigkeit gegen radialen Druck 17
2. Festigkeit gegen longitudinalen Druck 17
D. Herstellung der Schubfestigkeit 17
V. Die Abhängigkeit der Ausbildung des mechanischen Systems von äußeren Einflüssen 18
VI. Das mechanische System der Thallophyten 18
VII. Die Entwickelungsgeschichte des mechanischen Systems 18
VIII. Einrichtungen für besondere mechanische Leistungen 18
Anmerkungen 19

Fünfter Abschnitt. Das Absorptionssystem.

I. Allgemeines 20
II. Die Absorption der anorganischen Stoffe 20
A. Das Absorptionsgewebe der Bodenwurzeln 20
B. Die Rhizoiden 21
C. Das Absorptionsgewebe der Luftwurzeln 21
D. Wasserabsorbierende Haargebilde an Laubblättern 21
III. Die Absorption organischer Nährstoffe 22
A. Das Absorptionsgewebe der Embryonen und Keimpflanzen 22
B. Das Absorptionssystem der Saprophyten, Parasiten und Insektivoren 23
IV. Das Absorptionssystem der Thallophyten 23
Anmerkungen 24

Seite

Sechster Abschnitt. Das Assimilationssystem.

I. Allgemeines . . . 245
II. Die assimilierenden Zellen . . . 246
A. Die Zellformen und Zellwände . . . 246
B. Die Chloroplasten . . . 247
1. Gestalt und Bau der Chloroplasten . . . 247
2. Die Lagerung der Chloroplasten in der Zelle . . . 252
3. Chlorophyllgehalt und Assimilationsenergie . . . 256
III. Der anatomische Bau des Assimilationssystems . . . 258
A. Das Bauprinzip der Oberflächenvergrößerung . . . 258
B. Das Bauprinzip der Stoffableitung auf möglichst kurzem Wege . . . 261
1. Die Bautypen des Assimilationssystems . . . 262
2. Experimentelle Beobachtungen über die Auswanderung der Kohlehydrate aus dem Assimilationssystem . . . 270
IV. Die Abhängigkeit der Anordnung und Ausbildung des Assimilationssystems vom Lichte . . . 272
V. Das Assimilationssystem der Moose und Algen . . . 275
VI. Die Entwickelungsgeschichte des Assimilationssystems . . . 278
Anmerkungen . . . 279

Siebenter Abschnitt. Das Leitungssystem.

I. Allgemeines . . . 285
II. Die Elementarorgane der Stoffleitung . . . 288
A. Die Leitung des Wassers und der Nährsalze . . . 288
1. Der histologische Bau der Wasserleitungsröhren . . . 289
2. Die physiologische Funktion der Gefäße und Tracheiden . . . 294
3. Die verschiedene Verwendung von Gefäßen und Tracheiden . . . 301
4. Die Ausbildung des Wasserleitungssystems bei verschiedenen Ansprüchen an sein Leitungsvermögen . . . 301
5. Die Thyllen . . . 304
B. Die Leitung der Assimilationsprodukte . . . 306
1. Das Leitparenchym . . . 306
2. Die Cambiformzellen . . . 306
3. Die Siebröhren . . . 307
4. Die Geleitzellen . . . 313
5. Die Milchröhren . . . 314
III. Der Bau der Leitbündel . . . 321
A. Die einfachen Leitbündel . . . 322
B. Die zusammengesetzten Leitbündel . . . 322
1. Allgemeines . . . 322
2. Die Bautypen der zusammengesetzten Leitbündel . . . 324
3. Die physiologische Bedeutung der verschiedenen Bündeltypen . . . 331
C. Die Leitbündelendigungen . . . 337
D. Die Schutzscheiden oder Endodermen . . . 340
IV. Die Anordnung und der Verlauf der Gefäßbündel . . . 345
A. Der Bündelverlauf im beblätterten Stamm . . . 345
1. Der axile Strang . . . 346
2. Das Bündelrohr . . . 347
3. Der Dikotylentypus . . . 348
4. Der Palmentypus . . . 352
B. Der Bündelverlauf in den Wurzeln . . . 354
C. Der Bündelverlauf in den Blättern . . . 355
V. Das Leitungssystem der Thallophyten . . . 357
VI. Die Entwickelungsgeschichte des Leitungssystems . . . 359
Anmerkungen . . . 362

Seit

Achter Abschnitt. Das Speichersystem.

I. Allgemeines . . . 37
II. Die Speicherung des Wassers . . . 37
A. Die Wassergewebe . . . 37
B. Schleimgewebe als Wasserspeicher . . . 37
C. Die Speichertracheiden . . . 38
D. Interzellularräume als Wasserspeicher . . . 38
III. Die Speicherung der Assimilationsprodukte . . . 38
A. Die Speicherstoffe . . . 38
1. Die stickstofflosen Speicherstoffe . . . 38
2. Die stickstoffhaltigen Speicherstoffe . . . 38
B. Die Speichergewebe . . . 38
1. Speichergewebe für plastische Baustoffe . . . 38
2. Speichergewebe für Atmungsstoffe . . . 39
3. Speichergewebe für ökologische Zwecke . . . 39
IV. Das Speichersystem der Thallophyten . . . 39
Anmerkungen . . . 40

Neunter Abschnitt. Das Durchlüftungssystem.

I. Allgemeines . . . 40
II. Die Durchlüftungsräume und Durchlüftungsgewebe . . . 40
A. Die Form und Wandbeschaffenheit der Durchlüftungsräume . . . 40
B. Die Beziehungen zwischen Ausbildung und Funktion der Durchlüftungsräume und -gewebe . . . 40
1. Die Beziehungen zur Atmung . . . 40
2. Die Beziehungen zur Assimilation . . . 40
3. Die Beziehungen zur Transpiration . . . 40
4. Die Durchlüftungseinrichtungen der Sumpf- und Wasserpflanzen . . . 41
5. Die Bedeutung der Diaphragmen und der inneren Haare . . . 41
III. Die Ausgänge des Durchlüftungssystems . . . 41
A. Die Spaltöffnungen . . . 41
1. Bau und Mechanik des Spaltöffnungsapparates . . . 41
2. Die Chlorophyll- und Stärkekörner der Schließzellen . . . 42
3. Die Bedeutung der Spaltöffnungen für den Atmungs- und Assimilationsgaswechsel und für die Transpiration . . . 42
4. Die Wirkung äußerer Einflüsse auf das Öffnen und Schließen der Spaltöffnungen . . . 42
5. Der Bau des Spaltöffnungsapparates in seinen Beziehungen zu Klima und Standort . . . 42
6. Die Spaltöffnungen der Gymnospermen, Pteridophyten und Moose . . . 43
7. Die Nebenzellen der Spaltöffnungen . . . 43
8. Vorkommen, Verteilung und Lage der Spaltöffnungen . . . 43
9. Funktionsverlust und Funktionswechsel der Spaltöffnungen . . . 44
B. Die Lenticellen . . . 44
C. Die Pneumathoden der Luftwurzeln . . . 44
1. Die Pneumathoden der Atemwurzeln . . . 44
2. Die Pneumathoden der Orchideenluftwurzeln . . . 44
IV. Die Entwickelungsgeschichte des Durchlüftungssystems . . . 44
Anmerkungen . . . 44

Zehnter Abschnitt. Die Sekretionsorgane und Exkretbehälter.

I. Allgemeines . . . 45
II. Die Sekretionsorgane . . . 45
A. Die Hydathoden . . . 45
1. Bau und Anordnung der Hydathoden . . . 45
2. Funktion und Bedeutung der Hydathoden . . . 46

Seite
B. Die Verdauungsdrüsen 467
1. Die Verdauungsdrüsen der Insektivoren 467
2. Die Verdauungsdrüsen der Keimpflanzen 470
C. Die Nektarien 472
D. Die Öl-, Harz-, Schleim- und Gummidrüsen 475
1. Äußere Drüsen (Hautdrüsen) 475
2. Innere Drüsen (Sekretbehälter) 479
E. Die gangförmigen Sekretionsorgane 483
III. Die Exkretbehälter 487
1. Harz- und Ölbehälter 487
2. Gerbstoffbehälter 489
3. Fermentbehälter 490
4. Kristallbehälter 491
5. Cystolithen 495
6. Kieselzellen und Kieselkörper 497
IV. Die Sekretionsorgane und Exkretbehälter der Thallophyten 498
V. Die Entwickelungsgeschichte der Sekretionsorgane und Exkretbehälter 498
Anmerkungen 500

fter Abschnitt. Das Bewegungssystem.

I. Allgemeines 506
II. Die passiven Bewegungsgewebe 508
A. Die Flughaare und Fluggewebe 508
B. Die Schwimmgewebe 511
III. Die aktiven Bewegungsgewebe 512
A. Die hygroskopischen Mechanismen 512
B. Die Kohäsionsmechanismen 517
C. Die lebenden Bewegungsgewebe 522
Anmerkungen 532

ölfter Abschnitt. Die Sinnesorgane.

I. Allgemeines 535
II. Die Sinnesorgane für mechanische Reize 538
A. Die Fühltüpfel 539
B. Die Fühlpapillen 542
C. Die Fühlhaare und Fühlborsten 547
III. Die Sinnesorgane für den Schwerkraftreiz 555
A. Allgemeines 555
B. Die Statolithenorgane der Wurzeln 559
C. Die Statolithenorgane der Stengel und Blätter 562
D. Experimentelle Beobachtungen über den Zusammenhang von Statolithenstärke und Geoperzeption 566
IV. Sinnesorgane für Lichtreize 571
A. Die Lichtperzeption parallelotroper Organe 571
B. Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter 572
1. Die papillöse Epidermis 574
2. Die glatte Epidermis 580
3. Lokale Lichtsinnesorgane 581
4. Experimentelle Beobachtungen über die Bedeutung der oberseitigen Laubblattepidermis als Lichtsinnesorgan 583
C. Der Augenfleck 585
Anmerkungen 586

eizehnter Abschnitt. Einrichtungen für die Reizleitung.

I. Allgemeines 592
II. Einrichtungen für die plasmatische Reizleitung 594

Seit

A. Die interzelluläre Reizleitung 59
B. Die intrazelluläre Reizleitung 59
III. Das Reizleitungssystem von Mimosa pudica 59
Anmerkungen 60

Vierzehnter Abschnitt. Das sekundäre Dickenwachstum der Stämme und Wurzeln.

A. Das normale Dickenwachstum 60
I. Allgemeines 60
II. Das Dickenwachstum der Gymnospermen und Dikotylen 61
A. Der Verdickungs- oder Cambiumring 61
B. Die sekundäre Rinde 61
C. Der Holzkörper 61
1. Die Elementarorgane des Holzes 61
2. Die Anordnung der Gewebe des Holzkörpers 62
3. Der Jahresring 63
4. Die normalen Veränderungen in der Beschaffenheit des Holzes 64
III. Das sekundäre Dickenwachstum bei Monokotylen 64
B. Das anormale Dickenwachstum 64
I. Allgemeines 64
II. Das Dickenwachstum der Lianenstämme 64
III. Das Dickenwachstum fleischiger Wurzeln 65
IV. Anomalien des Dickenwachstums als Konstruktionsvariationen 65
Anmerkungen 65
Sachregister 66

Einleitung.

Die Aufgabe der physiologischen Pflanzenanatomie besteht in der Erkenntnis der Leistungen, die den einzelnen Formbestandteilen, den Zellen, und ihren Vereinigungen, den Geweben, im Lebensgetriebe des Pflanzenkörpers zukommen, und in der Aufdeckung des Zusammenhanges, der zwischen diesen Leistungen und den sie bedingenden anatomischen Einrichtungen vorhanden ist. So wie jeder Maschine eine spezifische Leistung zukommt, die in ihrer Besonderheit das Ergebnis des jeweils gegebenen inneren Baues, der Konstruktion der Maschine, ist, so gilt auch für die einzelnen Zellen und Gewebe des Pflanzenkörpers die Abhängigkeit der physiologischen Funktion vom anatomischen Bau und seinen einzelnen Merkmalen.

Die Aufdeckung des Zusammenhanges zwischen Bau und Funktion kennzeichnet die physiologische Anatomie als eine erklärende Wissenschaft. Denn Zusammenhänge aufdecken heißt erklären. Indem nun eine bestimmte Funktion dem Beobachter als Ziel und Zweck der betreffenden Bauverhältnisse erscheint, kleidet sich der Nachweis des Zusammenhanges zwischen Bau und Funktion in das Gewand einer teleologischen Erklärung. Wie eine solche Erklärung zu verstehen ist, hängt ganz von dem allgemein-naturphilosophischen Standpunkt ab, den der einzelne Forscher einnimmt: dem einen ist sie nur eine bildliche Ausdrucksweise, um den Zusammenhang zwischen Bau und Funktion prägnant darzustellen; der andere spricht ihr eine objektive Bedeutung zu und anerkennt auch außerhalb des Bereiches menschlicher Handlungen im Wirken der Natur das Vorhandensein von Zwecken als »Endursachen«.

Im Hinblick auf die oben gekennzeichnete Aufgabe der physiologischen Pflanzenanatomie ist nunmehr die Frage aufzuwerfen, ob die für die anatomisch-physiologische Betrachtungsweise notwendige Voraussetzung, daß den einzelnen Formbestandteilen auch eine bestimmte Funktion zukommt, und daß jedem einzelnen morphologischen Merkmal eine funktionelle Bedeutung zuzusprechen ist, in allen Fällen zutrifft. Wenn es auch keinem Zweifel unterliegt, daß diese Frage in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle bejaht werden muß, so ist es andererseits sicher, daß es in den ausgebildeten Organen vieler Pflanzen vereinzelte Bestandteile, seien es Zellen oder Zellkomplexe, gibt, die keinerlei Aufgabe im Dienste der ganzen Pflanze zu erfüllen haben, die mit einem Worte funktionslos sind. Ebenso kommt es vor, daß sich einzelne morphologische

Merkmale eines bestimmten Zellkomplexes oder Gewebes nicht aus einer Funktion heraus erklären lassen, daß wenigstens ein direkter Zusammenhang beide nicht nachweisbar ist.

Diese funktionslosen Formbestandteile und Merkmale im inneren Bau der Pflanzen sind von verschiedener Art; ihre Unterscheidung ist für die anatomisch-physiologische Betrachtungsweise deshalb von Wichtigkeit, weil dadurch erst die natürlichen Schranken klargelegt werden, welche dieser Forschungsrichtung gesetzt sind.

Die Funktionslosigkeit kann zunächst auf Funktionsverlust beruhen, wobei wir zu unterscheiden haben, ob dieser Funktionsverlust in der Entwickelung des einzelnen Individuums, in der Ontogenie, eingetreten ist, oder in der Entwickelung der ganzen Spezies, Gattung oder Familie, in der Phylogenie. Einige Beispiele mögen das Gesagte erläutern. Wenn mit der Entstehung von Korkgewebe das primäre Hautgewebe, die Epidermis, zerreißt und abstirbt, wenn an älteren Laubblättern mancher Pflanzen die Spaltöffnungszellen ihre Beweglichkeit einbüßen und nicht mehr imstande sind, den Gasaustausch zu regulieren, oder wenn in den älteren Teilen des sekundären Holzes die Wasserleitungsröhren außer Funktion gesetzt und verstopft werden, so sind das Beispiele für ontogenetischen Funktionsverlust. — Verhältnismäßig seltener sind jene Fälle, in denen sich der Funktionsverlust schon während der phylogenetischen Entwickelung einstellte und die Rückbildung des betreffenden Apparates oder Gewebes zur Folge hatte. Aus Gründen, deren Erörterung nicht hierher gehört, unterliegen nämlich funktionslos gewordene Organe und Gewebe einem allmählichen Rückbildungsprozesse, der schließlich bis zu ihrer vollständigen Ausmerzung führen kann. Als Beispiel erwähne ich hier die mehr oder minder weitgehende Rückbildung der parenchymatischen Gefäßbündelscheiden in den Blättern einiger Euphorbien. Diese Scheiden sind in ihrer typischen Ausbildung zur Ableitung der Assimilationsprodukte des Laubblattes bestimmt. Bei den Euphorbien wird diese Funktion zum Teil den Milchröhren übertragen, und die funktionelle Entlastung der Gefäßbündelscheiden macht sich durch ihre ausgesprochene Rückbildung sehr deutlich bemerkbar. Ein anderes lehrreiches Beispiel sind die rückgebildeten Spaltöffnungsapparate der Sphagnumkapsel; es werden zwar die sogenannten Schließzellen angelegt, doch wird zwischen ihnen kein Spalt mehr gebildet, und auch die Ausbildung der sog. Atemhöhle unterbleibt vollständig. Die Rückbildung der Spaltöffnungen, der Funktionsverlust ihrer Schließzellen, ist hier im Gefolge der gänzlichen Rückbildung und Ausmerzung des grünen Assimilationsgewebes der Sphagnumkapsel eingetreten, wodurch auch die der Durchlüftung des Assimilationsgewebes dienenden Spaltöffnungen überflüssig wurden.

Der in der Ontogenie eintretende Funktionsverlust ist für die anatomisch-physiologische Betrachtungsweise natürlich nur von untergeordneter Bedeutung. Denn die Tatsache, daß ein bestimmter Apparat oder ein Gewebe seine Funktion früher einstellt als andere Gewebesysteme, steht eben in irgendeinem Zusammenhange mit der spezifischen Funktion der betreffenden Einrichtung. — Aber auch der im Laufe der phylogenetischen Entwickelung allmählich eintretende Funktionsverlust ist für unsere Betrachtungsweise von keiner prinzipiellen Bedeutung. In früheren Entwickelungsperioden hat ja das betreffende

rgan oder Gewebe eine bestimmte Funktion erfüllt, und damals stand auch ein anatomischer Bau im Einklange mit dieser Funktion. Ist die Rückbildung icht zu weit vorgeschritten, dann läßt sich dieser einstmals bestandene Zuammenhang zwischen Bau und Funktion auch gegenwärtig noch nachweisen. ei sehr weitgehender Rückbildung aber kann es allerdings vorkommen, daß e noch vorhandenen morphologischen Merkmale nicht mehr ausreichen, um e verlorengegangene Funktion bestimmt erkennen zu lassen. Und dann kann atürlich auch nicht der Zweifel beseitigt werden, ob überhaupt der betreffende ormbestandteil jemals eine bestimmte Funktion besessen hat. So sind z. B. ie aus dickwandigen Sklerenchymzellen zusammengesetzten Steinkörperchen n Fruchtfleisch der Birnen und anderer Pomaceen für die Überreste einer bei en Stammeltern vorhanden gewesenen Steinhülle erklärt worden. Dies ist ja öglich, doch ist die ehemalige mechanische Funktion dieser Steinzellgruppen ıs der Dickwandigkeit allein nicht mit Sicherheit zu erschließen. So konnte enn auch die andere Ansicht ausgesprochen werden, daß jene dickwandigen einzellen nur funktionslose Ablagerungsstätten für Zellulose seien. Solche veifelhafte Fälle werden allerdings nur sehr vereinzelt vorkommen.

Funktionslose Merkmale können ferner durch Vererbung bedingte Begleitscheinungen des Funktionswechsels sein. Wie wir später noch ausführlicher ören werden, kommt es im Laufe der ontogenetischen, besonders aber der hylogenetischen Entwickelung nicht selten vor, daß ein bestimmter Apparat, n bestimmtes Gewebe seine ursprüngliche Hauptfunktion gegen eine andere ntauscht und dabei natürlich die dementsprechenden morphologischen Verıderungen erfährt. Dabei müssen aber nicht alle morphologischen Merkmale, e mit der früheren Funktion in direktem Zusammenhange standen, vollständig ıfgegeben werden. Diejenigen Merkmale, welche mit der neuen Funktion nicht ı Widerspruch stehen, werden durch Vererbung oft festgehalten und erscheinen ınmehr im Hinblick auf die veränderte Funktion als physiologisch bedeutungsse Merkmale. Ein Beispiel wird dies noch klarer machen. An den Blatträndern r Aloë-Arten treten zum Schutze des Blattrandes unter der Epidermis palisadenrmig gestreckte, dickwandige mechanische Zellen auf, welche, wie die vorndenen Übergänge lehren, phylogenetisch aus typischen Assimilationszellen, mlich aus zartwandigen, chlorophyllführenden Palisadenzellen hervorgegangen nd. Die Palisadenform der spezifisch assimilatorischen Zellen steht in direktem ısammenhang mit der Funktion dieser Zellen, sie ist abgesehen vom Chloroıyllgehalte ihr wichtigstes anatomisch-physiologisches Merkmal. Dieses Merkmal eb beim Funktionswechsel der assimilierenden Zellen des Blattrandes durch ererbung erhalten, weil sie die mechanische Funktion, welche die Zellen jetzt ernommen haben, nicht beeinträchtigt. Mit Rücksicht auf diese neue Funkn ist aber die Palisadenform der Zellen ein funktionsloses Merkmal, denn r mechanische Schutz des Blattrandes erfordert keine zur Blattoberfläche senkchte Streckung der mechanischen Zellen. Viel häufiger wird ja der Blattrand rch Baststränge vor dem Einreißen geschützt, deren Zellen der Blattoberche parallel verlaufen.

Eine andere Kategorie von funktionslosen Merkmalen läßt sich auf die chanisch notwendigen Folgeerscheinungen von anderen, nützlichen Einrichgen zurückführen: die Ausführung einer bestimmten, zweckmäßigen Einrich-

tung bedingt nebenher häufig das Zustandekommen von Merkmalen, welch zwecklos sind, die aber aus entwickelungsmechanischen Gründen nicht zu um gehen waren; gleichwie in der Werkstatt des Schreiners beim Abhobeln de Bretter die schraubig sich einrollenden Hobelspäne entstehen, von denen nu Kinder meinen, daß sie mit Absicht zu einem bestimmten Zweck verfertig wurden. Diese nutzlosen Korrelationsmerkmale sind natürlich nicht leich als solche zu erkennen, denn ihr Nachweis setzt meist die vollständige Einsich in die Entwickelungsmechanik der betreffenden nützlichen Einrichtungen voraus Als Beispiel sei hier die Schichtung verdickter Zellwände genannt, die bei viele mechanischen Zellen so schön zu beobachten ist. Von funktioneller Bedeutun ist nur die Verdickung der Wand; ihr geschichteter Bau ist für ihre mecha nische Aufgabe belanglos; er ist nur die notwendige Folge der Art und Weis wie das Dickenwachstum der Zellhaut vor sich geht.

Die bisher besprochenen Kategorien von funktionslosen Formbestandteile und Merkmalen im inneren Bau der Pflanzen können der anatomisch-physio logischen Betrachtungsweise Schwierigkeiten bereiten; doch setzen sie ihr noc keine prinzipiellen Grenzen, die der Natur der Sache nach unüberschreitbar sin Eine solche Grenze bedeuten für sie nur jene Formbestandteile und morpho logischen Merkmale, welche von allem Anfang an einer funktionelle Bedeutung entbehrt haben. Wenn wir dabei von rein individuellen Vari tionserscheinungen absehen und bloß die durch Vererbung festgehaltenen Merk male berücksichtigen, so fragt es sich vor allem, ob es solche von vornherein funk tionslose Einrichtungen im Bau der Organismen überhaupt gibt und geben kann

Die Antwort auf diese Frage wird verschieden ausfallen, je nach dem al gemeinen Standpunkt, auf den man sich bei Beurteilung der phylogenetische Entwickelung der Organismen stellt.

Vom Standpunkte der Darwinschen Selektionstheorie aus wird jene Frag verneinend zu beantworten sein; denn wenn, wie Darwin annimmt, die ind viduellen Veränderungen richtungslos sind, dann konnte nur die natürlich Auslese im Kampf ums Dasein die Organismen allmählich auf höhere Entwick lungsstufen bringen und zu komplizierteren Organisationsverhältnissen fortschre ten lassen. Alle neu auftretenden morphologischen Eigentümlichkeiten konnte nur dann durch Vererbung fixiert werden, wenn sie sich im Kampf ums Dase als nützlich erwiesen hatten, wenn sie eine bestimmte Leistung zum Vorteile d betreffenden Organismus übernehmen konnten. Vollständig nutzlose Merkma dagegen konnten unmöglich erhalten bleiben. Vom Standpunkte der Selektion theorie aus sind alle morphologischen Merkmale nützliche Anpassungsmerk male, oder waren es wenigstens zur Zeit ihrer Fixierung.

Wenn man dagegen mit Nägeli annimmt, daß die fortschreitende En wickelung der Organismen aus inneren, d. h. der lebenden Substanz selbst inn wohnenden Gründen vor sich gegangen ist, daß durch den Kampf ums Dase keine Auslese der vorteilhaften, sondern nur eine Ausmerzung der unvortei haften und nutzlosen Eigenschaften stattgefunden hat, so muß die Antwort a die oben gestellte Frage in einem gewissen Sinne bejahend ausfallen. Ohne de Kampf ums Dasein und die mit ihm verbundene Konkurrenz wären nicht n alle vorteilhaften Eigenschaften, die nach Nägeli durch direkte Anpassung en standen sind, sondern auch alle nutzlosen morphologischen Merkmale erhalte

blieben, weil eben beide Kategorien von Eigenschaften aus inneren Gründen it mechanischer Notwendigkeit sich entfalten mußten. Ist dies richtig, dann ist ich die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß im Kampf ums Dasein irrelevante, var nutzlose, aber nicht direkt unvorteilhafte Eigentümlichkeiten im Bau der rganismen erhalten blieben, zumal dann, wenn die Konkurrenz infolge be-nders günstiger äußerer Existenzbedingungen mildere Formen annimmt, wie es z. B. im gleichmäßig feuchtwarmen Tropenklima der Fall ist.

Immerhin ist aber der Kampf ums Dasein selbst in seiner mildesten Form bhaft genug, um zu verhüten, daß sich neben dem Grundstock von nützlichen nrichtungen auch noch eine stattliche Anzahl von nutzlosen morphologischen gentümlichkeiten erhalten konnte. Ja man geht wohl kaum zu weit, wenn an annimmt, daß es von vornherein nutzlose Formbestandteile, seien es nzelne Zellen oder ganze Gewebe, im inneren Bau der Pflanzen überhaupt cht gibt. Wohl aber ist die in der Einzelausführung aller Formbestandteile itage tretende Mannigfaltigkeit vielfach nur der Ausdruck eines inneren Ge-altungstriebes. Wir sind hiermit bei jenen so überaus häufigen Erscheinungen n morphologischen Aufbau der Pflanzen angelangt, die man als Konstruk-onsvariationen bezeichnen kann.

So wie z. B. der Ingenieur eine Brücke von bestimmter Tragfähigkeit, Spann-eite und bestimmtem Kostenaufwande nach ganz verschiedenen Systemen kon-ruieren kann, ebenso sind im anatomischen Bau der Pflanzen verschiedene onstruktionsweisen desselben Gewebesystems gleich vorteilhaft, und die Natur fällt sich gewissermaßen darin, diese Konstruktionen ins Endlose zu variieren nd so die unübersehbare Mannigfaltigkeit des anatomischen Baues der Pflanzen rbeizuführen. Sehr häufig gewährt es allerdings einen bestimmten Vorteil, enn gerade diese oder jene Konstruktionsform zur Ausführung gelangt. So möglichen z. B. in den biegungsfesten Halmen der Juncus-Arten und vieler yperaceen die isoliert auftretenden subepidermalen Bastrippen eine ausgiebige wischenlagerung von Chlorophyllparenchym, infolgedessen die Halme leicht Assimilationsorganen werden. In zahlreichen Fällen ist es aber für die xistenzfähigkeit und das Gedeihen der Pflanze ganz gleichgültig, ob die eine er die andere Konstruktionsform ausgeführt wird, und es wäre deshalb ein rgebliches Bemühen, sämtliche Konstruktionsvariationen vom Nützlichkeits-ndpunkt aus erklären zu wollen. So kann z. B. die palisadenförmige Aus-ldung der spezifischen Assimilationszellen auf zweierlei ganz verschiedene Weise stande kommen: durch einspringende Membranfalten und durch wirkliche, llkommen ausgezogene Scheidewände. Bei ganz nahe verwandten Pflanzen ie z. B. in der Familie der Ranunculaceen), ja selbst bei ein und demselben dividuum können beiderlei Konstruktionsformen ausgebildet sein, und es liegt shalb nicht der geringste Grund zur Annahme vor, daß jede der beiden Kon-ruktionsvariationen einer speziellen Anpassung entspreche. Was erzielt werden ll, ist die Palisadenform an sich; sie allein ist das Produkt der Anpassung an nz bestimmte Bauprinzipien. In gleicher Weise ist die Mehrzahl der verschie-nen Querschnittsformen des mechanischen Systems in biegungsfesten Organen r Ausdruck von Konstruktionsvariationen, die man in ihrer Einzelausführung s rein morphologische Merkmale hinnehmen muß.

Alle Erscheinungen, mit denen sich die physiologische Pflanzenanatomie beschäftigt, besitzen den Charakter von zweckmäßigen Anpassungserscheinungen. Sie lassen sich in zwei Gruppen einteilen, die allerdings durch keine scharfe Grenze voneinander geschieden sind. Es gibt physiologische Anpassungen, welche darin bestehen, daß die betreffende morphologische Einrichtung (sei es ein lokaler Apparat oder ein ganzes Gewebesystem) der physiologischen Funktion angepaßt ist, die sie im Lebensgetriebe, im inneren Haushalte der Pflanze zu vollziehen hat. Es gibt ferner biologische oder ökologische Anpassungen, die mit den mannigfaltigen Bedürfnissen zusammenhängen, welche sich für die ganze Pflanze aus gewissen Beziehungen zur Außenwelt, zum Klima, Standort und zur Tierwelt, ergeben. Gewöhnlich sind für die Ausgestaltung der einzelnen Apparate und Gewebesysteme in erster Linie die physiologischen Anpassungen maßgebend; die biologischen sind nur von sekundärer Bedeutung. So spricht sich z. B. im Bau des Assimilationssystems zunächst die Anpassung an den physiologischen Vorgang der Assimilation, der Gewinnung organischer Substanz aus. Es wird für eine möglichst große Anzahl von assimilierenden Chlorophyllkörnern Platz geschaffen, es wird für eine möglichst rasche Abfuhr der gebildeten Assimilationsprodukte gesorgt. Im Bau des Assimilationssystems kommt aber ferner auch die Anpassung an äußere Verhältnisse, an die Intensität der Beleuchtung, an den Feuchtigkeitsgehalt der Luft, zur Geltung. Oder ein anderes Beispiel. Der Bau der wasserleitenden Röhren, die Verdickungsweise ihrer Wände, das Auftreten gehöfter Tüpfel stehen mit dem physiologischen Vorgange des Saftsteigens im Zusammenhange. Die Anzahl und Weite der Röhren dagegen hängt mit speziellen biologischen Bedürfnissen zusammen, die sich aus den Standortsverhältnissen, wie bei Land- und Wasserpflanzen, oder aus gewissen Besonderheiten der Lebensweise, wie bei den Schlinggewächsen, ergeben. Seltener sind jene morphologischen Einrichtungen, in denen sich in erster Linie oder sogar ausschließlich ein ökologisches Bedürfnis, z. B. Schutzbedürftigkeit, ausspricht. Hierher gehört z. B. das Hautsystem.

Sehr häufig kommt es vor, daß Einrichtungen, die ursprünglich bloß zu physiologischen Zwecken getroffen sind, bei gewissen Pflanzen zu besonderen ökologischen Diensten herangezogen werden und dann auch eine dementsprechende Umgestaltung erfahren. Hierher gehören vor allem jene ökologischen Anpassungen, welche die Beziehungen der Pflanzen zur Tierwelt regeln. Es wäre eine verfehlte Auffassung, wenn man derlei Anpassungen von vornherein und ausschließlich eine rein ökologische Bedeutung zuerkennen wollte. Wenn z. B. an den Involukralblättern von Lactuca-Arten die Milchröhren mit kurzen Haaren in offener Verbindung stehen, die von aufkriechenden Insekten verletzt werden und nur reichlich schützenden Milchsaft austreten lassen, so ist dies eine besondere, sekundäre Anpassung des Milchröhrensystems, welche mit seiner primären physiologischen Bedeutung als stoffleitendes Röhrensystem nichts zu tun hat. Ein sehr häufiges Neben- und Endprodukt der Stoffwechselprozesse in der Pflanze, speziell der Eiweißbildung, ist die Oxalsäure, die als freie Säure giftig wirkt, als schwer lösliches Kalkoxalat dagegen auskristallisiert und so unschädlich wird. Häufig besitzen diese Kristalle eine spieß- oder nadelförmige Gestalt und sind auf diese Weise geeignet, als »mechanisches Schutzmittel« gegen Insekten- und

chneckenfraß zu fungieren. Auch andere Endprodukte des Stoffwechsels können ekundär eine ökologische Bedeutung erlangen.

In der physiologischen Pflanzenanatomie wird jede funktionelle Anpassung, ei sie nun physiologischer oder ökologischer Art im Sinne der obigen Unterheidung, berücksichtigt. Stets wird man aber, wenn es sich um die Nachweisung der Funktion eines bestimmten Formbestandteiles handelt, in erster inie die Möglichkeit einer physiologischen Anpassung nach allen Seiten hin zu rwägen haben. Erst wenn es aussichtslos erscheint, den morphologischen Bau it einer in das innere Lebensgetriebe des Organismus eingreifenden physiogischen Funktion in Zusammenhang zu bringen, wird an eine ökologische Anassung an die Außenwelt zu denken sein. Allerdings muß hier nochmals etont werden, daß beiderlei Anpassungskategorien nicht immer strenge zu sondern sind[1]).

Die Erkenntnis der tatsächlich gegebenen Anpassungen im inneren Bau der flanzen ist vollständig unabhängig von den verschiedenen Auffassungen und ypothesen, die das Zustandekommen dieser Anpassungen zu erklären uchen. Mag man die zweckmäßigen Anpassungserscheinungen mit Darwin auf rund der Selektionstheorie begreiflich machen, oder mit Lamarck, Nägeli u. a. ie Annahme einer »direkten Anpassung« ohne Intervention der natürlichen uslese für berechtigt halten, oder endlich auf eine naturwissenschaftliche Erlärung des Zweckmäßigen ganz verzichten und sie auf metaphysisches Geiet verweisen, — in allen Fällen hat man mit dem Bestehen zweckmäßiger npassungen als etwas tatsächlich Gegebenem zu rechnen. Die physiologische flanzenanatomie beschreibt diese Anpassungen im inneren Bau der Pflanzen, ie gibt aber keine Erklärung ihres Zustandekommens und will auch keine geben.

— — —

Mit einigen Worten ist hier auch auf die allgemeinen Methoden der hysiologischen Pflanzenanatomie einzugehen. In vielen Fällen lehrt bereits die ergleichend-anatomische Untersuchung, welcher Funktion ein bestimmtes ewebe, eine bestimmte Einrichtung dient, und wie dann Bau und Funktion usammenhängen. Daß z. B. der Kork als schützendes Hautgewebe fungiert, eht bereits aus seinem histologischen Bau und seiner Lagerung mit großer estimmtheit hervor. Daß die parenchymatischen Scheiden der Gefäßbündel in en Laubblätern zur Ableitung der Assimilate dienen, ergibt sich bereits auf rund der anatomischen Untersuchung ihrer Verbindungsweise mit dem Assiilationsgewebe. Daß die Spaltöffnungen die Kommunikation der Durchlüftungsiume des Blattes mit der äußeren Atmosphäre herstellen, lehrt schon die unittelbare Beobachtung.

In vielen Fällen reicht aber das bloße Studium der anatomischen Merkmale icht hin, um die Hauptfunktion des betreffenden Gewebes mit Sicherheit zu rkennen. Dann hat das physiologische Experiment das entscheidende Wort u sprechen. So berechtigt uns z. B. die Dickwandigkeit der Bastzellen an und ir sich noch nicht, dieselben für spezifisch mechanische Zellen zu erklären; die roße Festigkeit dieser Zellen mußte vorerst auch experimentell bewiesen werden. benso wäre die Aufstellung eines Assimilationssystems unmöglich gewesen, wenn icht schon längst auf Grund physiologischer Versuche die Chlorophyllkörner

als Organe der Kohlenstoffassimilation wären erkannt worden. Daß die sog. Kleberschicht der Grasfrucht als Diastase ausscheidendes Drüsengewebe fungiert, konnte nur auf experimentellem Wege festgestellt werden.

Dem physiologischen Experimente kommt in der Methodik der physiologischen Anatomie auch insofern eine Bedeutung zu, als es häufig geeignet ist, die Ergebnisse der vergleichend-anatomischen Untersuchung zu bestätigen, richtigzustellen oder in Einzelheiten zu präzisieren. Wir wollen das Gesagte wieder an ein paar Beispielen erläutern. Eine Bestätigung des schon durch die anatomische Untersuchung Festgestellten liegt z. B. vor, wenn auf Grund chemisch-physiologischer Experimente und Reaktionen gezeigt wurde, daß die Leitparenchymscheiden der Gefäßbündel tatsächlich die Ableitungsbahnen der Assimilate vorstellen. Oder wenn durch Biegungsversuche bestätigt wurde, daß die Fühlborste der Dionaea muscipula tatsächlich an der als Gelenk fungierenden Einschnürungsstelle die ausgiebigste Deformierung erfährt. Eine erwünschte Präzisierung und Detaillierung des durch die anatomische Untersuchung erzielten Ergebnisses ist es, wenn z. B. die Schutzfunktion des Korkgewebes durch experimentell gewonnene zahlenmäßige Daten über die relative Impermeabilität des Korkes für Wasser und Gase näher beleuchtet wird. Gerade auf diesem Gebiete liegt die Hauptbedeutung des Experimentes für die physiologische Pflanzenanatomie. Hier kann es am meisten zur exakten Begründung ihrer Lehrsätze beitragen.

Niemand, der physiologisch-anatomisch arbeitet, kann demnach das Experiment entbehren; man muß sich aber auch hüten, seine Bedeutung zu überschätzen. Denn der experimentell-physiologischen Untersuchungsmethode ist auf dem Gebiete unserer Disziplin eine doppelte Grenze gesetzt.

Zunächst gibt es zahlreiche Fragen, den Zusammenhang zwischen Bau und Funktion betreffend, die einer experimentellen Behandlung überhaupt nicht zugänglich sind. Wie sollte man z. B. die Bedeutung der Membranfalten im Armpalisadengewebe, der Cuticularleisten der Schließzellen, der prosenchymatischen Zuspitzung der Bastzellen, der Eckenverdickung der Kollenchymzellen, der Dünnwandigkeit der Fühlpapillen und noch so vieler anderer mikroskopisch kleiner Struktureigentümlichkeiten auf experimentellem Wege feststellen? An und für sich ist ja die mikroskopische Kleinheit eines Objektes kein absolutes Hindernis für die experimentelle Behandlung. Daß die verdünnten Membranpartien unter dem Köpfchen eines Nesselbrennhaares tatsächlich die Abbruchstelle markieren, läßt sich experimentell leicht nachweisen. Man kann auf plasmolytischem Wege den Protoplasmakörper einer mikroskopisch kleinen Algenzelle in zwei Teile trennen, von denen einer den Kern enthält, und so das verschiedene Verhalten des kernhaltigen und des kernlosen Teilstückes studieren; man kann Chlorophyllkörner isolieren und zeigen, daß sie ihre Assimilationstätigkeit fortsetzen. Allein in ebenso zahlreichen Fällen entziehen sich die mikroskopisch kleinen Strukturen der experimentell-physiologischen Untersuchungsmethode, sofern diese auf die Erkenntnis der funktionellen Bedeutung abzielt. Da kann dann allein die vergleichend-anatomische Betrachtung zu bestimmten Folgerungen berechtigen.

Eine zweite Grenze, die häufig nicht genügend beachtet wird, ist dem physiologischen Experimente durch gewisse allgemeine Eigenschaften des lebenden

rganismus vorgezeichnet. Im Wesen der experimentellen Methode liegt es, den rganismus oder Teile desselben bestimmten Bedingungen auszusetzen, die ihm nter natürlichen Verhältnissen häufig fremd sind. Am meisten kommt dies zur eltung, wenn es sich, wie dies in der physiologischen Pflanzenanatomie so iufig der Fall ist, um Resektionsversuche handelt, d. h. wenn die physiologische unktion eines Organs und Gewebes derart ermittelt werden soll, daß das beeffende Organ oder Gewebe auf operativem Wege entfernt wird; und wenn nn aus dem Ausbleiben oder Nichtausbleiben der vermuteten Funktion weitere olgerungen gezogen werden.

Ein solches Verfahren kann aus doppeltem Grunde zu irrigen Annahmen erleiten. Erstens kann der operative Eingriff zu einer andauernden oder zeitweiligen allgemeinen Schädigung, zu einer Lähmung führen, die man gewöhnch als »Wundschock« bezeichnet, und die das Ausbleiben der dem künstlich ntfernten Organe zugeschriebenen Funktion auch dann zur Folge hat, wenn iese gar nicht durch jenes Organ vermittelt wird. Da kann dann aus dem rgebnis des Versuches leicht die irrige Annahme abgeleitet werden, daß die unktion unterblieben ist, weil ihr Organ entfernt wurde, während tatsächlich ielleicht nur der Wundschock die Ursache des Ausbleibens der Funktion war. esonders bei reizphysiologischen Untersuchungen ist diese Fehlerquelle eine stete efahr für die Richtigkeit der aus den Versuchsresultaten gezogenen Schlüsse. ur das genaue Studium der Erscheinungen des Wundschocks kann diese Fehlerquelle bis zu einem gewissen Grade unschädlich machen.

Eine andere nicht minder große Fehlerquelle ergibt sich bei Resektionsersuchen aus dem Vermögen der Selbstregulation der Lebensfunktionen, as jedem Organismus in höherem oder geringerem Grade zukommt. Der verstümmelte Organismus sucht sich so gut er kann zu helfen und ist häufig imtande, eine Funktion, deren Organ operativ entfernt wurde, einem anderen Organe zu übertragen, das diese Funktion wenn auch nicht vollkommen, so doch wenigstens notdürftig so weit zu erfüllen vermag, daß der Gesamtorganismus sein Leben weiter fristet. Bei Nichtberücksichtigung dieses Umstandes kann dann wieder die irrige Folgerung gezogen werden, daß das entfernte Organ nicht das Werkzeug der vermuteten Funktion ist, weil ja diese bis zu einem gewissen Grade noch fortbesteht. Ein Beispiel soll dies erläutern. Die sogenannte Kleberschicht der Grasfrucht wurde von mir auf Grund anatomischer Tatsachen und physiologischer Versuche als ein Drüsengewebe erkannt, welches die Hauptmenge der zur Auflösung der Stärke im mehligen Teile des Endosperms nötigen Diastase liefert. Von anderer Seite wurde später gezeigt, daß auch isolierte Grasendosperme, von denen die Kleberschicht operativ entfernt wurde, unter bestimmten Verhältnissen ihre Stärke auflösen. Daraus folgt aber nicht, daß die Kleberschicht unter normalen Umständen zur Auflösung der Stärke nichts beitrage. Das Ergebnis des Resektionsversuches lehrt nur, daß auf selbstregulatorischem Wege auch die stärkehaltigen Zellen des Endosperms mit der Diastaseproduktion betraut werden können. Man wird ja auch aus der Tatsache, daß bei Tieren nach vollständiger Resektion des Magens seine Verdauungsfunktionen vom Dünndarm übernommen werden können, nicht den Schluß ziehen, daß der Magen für die Verdauung überflüssig sei.

Was für Resektionsversuche gilt, das kommt im wesentlichen auch bei

allen anderen Ausschaltungsversuchen in Betracht, die in weniger gewaltsamer Weise die Funktion des zu untersuchenden Organs oder Gewebes aufheben.

In der physiologischen Pflanzenanatomie sind also die vergleichend-anatomische und die experimentell-physiologische Untersuchungsmethode gleichberechtigt. Man kann nicht behaupten, daß die eine unter allen Umständen zuverlässigere Resultate liefere als die andere. Jede hat ihre starken und schwachen Seiten. Der Forscher hat in jedem Einzelfalle zu prüfen, was durch die eine und was durch die andere Methode zu erreichen ist, und den Gang seiner Untersuchung so einzurichten, daß sich beide Methoden gegenseitig kontrollieren und ergänzen.

Schließlich mögen an dieser Stelle noch einige historische Bemerkungen Platz finden. Daß die einzelnen Formbestandteile des Pflanzenkörpers mit besonderen Funktionen betraut sind, konnte natürlich schon den Begründern der Anatomie und Physiologie der Pflanzen nicht vollständig entgehen. Die schützende Rolle der Epidermis und des Korkes, die Stoffleitung in den Gefäßbündeln, die absorbierende Tätigkeit der Wurzelhaare usw. sind schon längst bekannte Dinge, wobei die Forschung allerdings über die Angabe der allgemeinsten Umrisse und zusammenhangloser Einzelheiten nicht weit hinauskam. Eine planmäßige und erschöpfende Darstellung des Zusammenhanges zwischen Bau und Funktion eines bestimmten Gewebesystems fehlte bis 1874 vollständig. In diesem Jahre veröffentlichte S. Schwendener sein grundlegendes Werk über »das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monokotylen«, worin zum ersten Male die Abgrenzung und Charakterisierung eines Gewebesystems nach anatomisch-physiologischen Merkmalen konsequent durchgeführt wurde. Es war dies das mechanische Gewebesystem, das Skelett der Pflanzen, dessen Bau und Anordnung auf Grund seiner Funktion die überzeugendste Erklärung fand. In diesem Werke wurde nicht nur die anatomisch-physiologische Betrachtungsweise zu einer selbständigen Forschungsrichtung erhoben, sondern auch einer neuen, von physiologischen Gesichtspunkten ausgehenden Abgrenzung und Einteilung der verschiedenen Gewebesysteme der Weg vorgezeichnet. In diesem Sinne bearbeitete ich im Jahre 1880 die »Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen«, worauf sich auch noch andere Schüler Schwendeners, wie Westermaier, Ambronn, Volkens, Tschirch, Zimmermann u. a., an dem weiteren Ausbau der physiologischen Pflanzenanatomie beteiligten. Bereits im Jahre 1884 konnte ich sodann den Versuch machen, in der 1. Auflage dieses Buches eine zusammenhängende Darstellung der Ergebnisse dieser Forschungsrichtung zu geben und auf Grund einer von mir vorgeschlagenen anatomisch-physiologischen Einteilung der Gewebe den allgemeinen Rahmen zusammenzustellen, innerhalb dessen die Einzeltatsachen unterzubringen waren. Seither ist die physiologische Pflanzenanatomie auch von zahlreichen anderen Forschern in wirksamster Weise gefördert worden.

Anmerkung.

1) Die Lehre von den Anpassungserscheinungen der Organismen ist früher häufig als »Biologie« bezeichnet worden, und noch heutzutage gebrauchen einzelne Forscher den Ausdruck »Biologie« in diesem Sinne. Dementsprechend ist in einigen Besprechungen der 1. Auflage dieses Buches bemerkt worden, daß die »physiologische Pflanzenanatomie« richtiger biologische Pflanzenanatomie« zu heißen habe. Ich konnte diesem Vorschlag, obgleich es sich hierbei im Grunde genommen nur um einen Wortstreit handelt, schon aus dem Grunde nicht zustimmen, weil der Name »Biologie« von den verschiedenen Forschern stets in einem sehr verschiedenen Sinne gebraucht wurde. Im weitesten Sinne versteht man unter Biologie die Lehre von den lebenden Wesen überhaupt, von anderen wird unter Biologie die Lehre von sämtlichen Anpassungserscheinungen verstanden, während wieder andere die Biologie im engsten Sinne definieren und darunter nur die Lehre von einer bestimmten Kategorie von Anpassungen verstehen, derjenigen nämlich, welche sich aus den Beziehungen der Pflanzen zu den speziellen Verhältnissen der Außenwelt, zum Klima, Standort, zur Tierwelt und zu anderen Pflanzen, ergeben. Diese »Biologie« im engsten Sinne wird gegenwärtig gewöhnlich als »Ökologie« bezeichnet. Indem ich mich diesem letzteren Gebrauche des Terminus »Biologie« anschließe, ist für mich die biologische oder ökologische Anatomie nur ein Teil der physiologischen Anatomie, welche schon deshalb einen weiter gefaßten Begriff repräsentiert, weil die Lehre von den Funktionen der Organismen in althergebrachter Weise zur Physiologie gerechnet wird.

Schon in der 1. Auflage dieses Buches (S. 18) wurde ausdrücklich hervorgehoben, daß die »physiologische Pflanzenanatomie« im weiteren Sinne des Wortes eine Doppelaufgabe zu lösen hat: »Einesteils hat sie sich mit den physiologischen Vorgängen zu beschäftigen, welche die Herstellung des inneren Baues der Pflanzen bewirken, und anderenteils hat sie die Wechselbeziehungen zwischen Bau und Funktion aufzudecken«. In der 2. Aufl. (S. 2) wurde der erste Teil dieser Aufgabe der »entwickelungsmechanischen Anatomie« zugewiesen, der zweite Teil dagegen der physiologischen Anatomie (im engeren Sinne) vorbehalten. Wenn daher Berthold in der Einleitung zu seinen »Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation« (II. Teil, 1. Hälfte, 1904, S. 8) die Frage »nach dem Mechanismus der Differenzierungserscheinungen während der Entwickelung und im fertigen Zustande« als Aufgabe der physiologischen Anatomie in seinem Sinne bezeichnet, so ist das keine neue Forderung. Nur ist mir vorläufig noch unverständlich, wie Berthold auf Grund seiner zahlreichen Detailuntersuchungen, die ja manche interessante Tatsache ergeben haben, zu einer Einsicht in den »Mechanismus« der Gewebedifferenzierung gelangen will. Ein endgültiges Urteil kann aber erst gefällt werden, wenn eine zusammenfassende theoretische Verarbeitung des gewonnenen Tatsachenmaterials vorliegen wird. Das ist auch heute, 13 Jahre nach seinen obenerwähnten Auslassungen, noch nicht der Fall.

Es muß als eine sehr erfreuliche Erscheinung begrüßt werden, daß der auf die Erkenntnis der Causae efficientes abzielende Zweig der physiologischen Pflanzenanatomie — diese im weiteren Sinne verstanden — in neuerer Zeit sich kräftig zu entwickeln beginnt. So enthalten z. B. die 1908 veröffentlichten »Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers« von H. Vöchting höchst beachtenswerte Beiträge in dieser Richtung. Die Bezeichnung »experimentelle Anatomie« kann aber deshalb nicht als charakteristisch betrachtet werden, weil sich ja auch die physiologische Anatomie im engeren Sinne, die den Gegenstand dieses Buches bildet, auf Experimente stützt. Ich halte daher für die von Vöchting u. a. vertretene Richtung die Bezeichnung »entwickelungsmechanische oder entwickelungsphysiologische Anatomie« für präziser. Ebensowenig wie diese letztere allein den Anspruch erheben kann, eine experimentelle Disziplin zu sein, ebensowenig kann die »phylogenetische Anatomie«, die von Strasburger u. a. gepflegt wird, die Bezeichnung »vergleichende Anatomie« für sich allein beanspruchen. Denn mag die anatomische Forschung was immer für eine Richtung einschlagen, in jedem Falle muß sie vergleichend vorgehen, wenn sie zu wissenschaftlichen Ergebnissen gelangen will (vgl. die 2. Aufl. dieses Buches, S. 2).

Hin und wieder begegnet man noch immer der sonderbaren Ansicht, daß die Erkenntnis des entwickelungsphysiologischen Zustandekommens der pflanzlichen Zellen und Gewebe die

Erkenntnis ihrer funktionsphysiologischen Bedeutung überflüssig oder entbehrlich mache. So hat z. B. E. Küster in der 2. Aufl. seiner Patholog. Pflanzenanatomie, 1910, S. 401 unter Bezugnahme auf das von mir betonte Vorhandensein nutzloser »Korrelationsmerkmale« (vgl. S. 4 dieses Buches) hervorgehoben, daß bei zunehmender Einsicht immer mehr Merkmale als solche Korrelationsmerkmale erkannt werden dürften. »Ja überhaupt werden bei immer mehr sich vertiefender Kenntnis von den Ursachen der bei den Lebewesen wahrgenommenen Gestaltungsvorgänge die Bemühungen um teleologische Deutung der resultierenden Zellen- und Gewebestrukturen als ‚Luxusteleologie' zurücktreten.« Eine solche Voraussage ist gerade so viel wert wie etwa die Behauptung, daß, je mehr wir davon erfahren, wie eine Maschine zustande kommt und gebaut wird, wir um so weniger von ihren Aufgaben und Leistungen zu erfahren brauchen. Daß die entwickelungsphysiologische und die funktionsphysiologische Erklärung einander nicht ausschließen, sondern ergänzen, kann, wie man sieht, nicht oft genug betont werden.

Erster Abschnitt.

Die Zellen und Gewebe der Pflanzen.

I. Die Zelle.

A. Das Wesen und die Bedeutung der Pflanzenzelle.

Den Ausgangspunkt für die anatomische Betrachtung des Pflanzenkörpers, möge sie sich von rein morphologischen oder von physiologischen Gesichtspunkten leiten lassen, bildet die Klarlegung des Begriffes der Zelle. Wir wollen zu diesem Behufe ohne jede Voraussetzung mit dem rein Tatsächlichen beginnen.

Wenn man eine beliebige Fadenalge, etwa aus der Gattung Oedogonium, Spirogyra usw., mikroskopisch untersucht, so findet man, daß sie aus einer dünnwandigen, aber verhältnismäßig festen Röhre besteht, worin die weicheren und flüssigen Bestandteile des Pflanzenleibes eingeschlossen sind. Diese Röhre besitzt aber keine kontinuierlich verlaufende Höhlung; sie wird vielmehr in gewissen Abständen durch Querwände, die aus derselben Substanz bestehen wie die Röhrenwandungen selbst, in einzelne Kammern oder Fächer abgeteilt; diese enthalten in einzelnen Portionen die vorhin erwähnten Inhaltsbestandteile der Röhre. Der ganze Algenfaden besteht demnach aus einer Reihe scharf abgegrenzter Glieder, die man als seine Formbestandteile oder Formelemente ansehen kann und als Zellen bezeichnet. Der Körper unserer Alge stellt also einen Zellfaden vor.

Untersuchen wir nun in gleicher Absicht ein einfach gebautes Moosblatt, so erkennen wir sofort, daß seine Formbestandteile, die Zellen, nach zwei Dimensionen angeordnet sind, d. h. eine Zellfläche bilden. Von oben betrachtet zeigt sie ein vielmaschiges Wandungsnetz, dessen einzelne Maschen oder Kammern aber nicht von durchaus gleicher Gestalt und Größe sind. In der Mittellinie des Blattes beobachtet man langgestreckte Maschen, rechts und links davon besitzen die Zellen meist polygonale Umrisse, und an den Blatträndern kommt es oftmals zur Bildung länglicher Zellen mit zahnartigen Vorsprüngen nach außen.

Diese schon an Zellflächen konstatierbare Verschiedenheit der Formbestandteile des Pflanzenleibes erreicht aber ihren Höhepunkt erst, wenn die Zellen, nach allen drei Dimensionen des Raumes sich anordnend, einen Zellkörper bilden. Die Vegetationsorgane aller höher entwickelten Pflanzen stellen solche Zellkörper vor. Sie bestehen aus Formelementen der verschiedenartigsten Gestalt und Ausbildung: da gibt es neben rundlichen und polyedrischen Zellen

von isodiametrischer Form auch platten- und prismenförmige, pfriemenförmig verlängerte und zugespitzte, sternförmige und verzweigte Formelemente. Und nicht nur die Gestalt der Zellen variiert fast ins Endlose, auch die Beschaffenheit ihrer Wandungen und ihrer Inhalte ist überaus mannigfaltig.

Bei den höher entwickelten Pflanzen — speziell den Phanerogamen — gelingt im ausgebildeten Zustande der Organe der Nachweis ihres zellulären Baues nicht für sämtliche anatomischen Bestandteile. Noch im XIX. Jahrhundert konnte es zweifelhaft erscheinen, ob auch die wasserleitenden »Gefäße« des Pflanzenkörpers, ob die Milchsaftschläuche unter den Gesichtspunkt der allgemeinen Gültigkeit des zelligen Aufbaues gebracht werden können. Seit den Untersuchungen Mohls, Ungers u. a. weiß man nun auf das bestimmteste, daß auch bei allen höher entwickelten Pflanzen (die man seit de Candolle häufig als »Gefäßpflanzen« bezeichnet hat und als solche in einen gewissen Gegensatz zu den »Zellenpflanzen« brachte) der zellige Aufbau wenigstens in gewissen Entwickelungsstadien ein durchgreifender ist. Die Gefäßröhren der ausgebildeten Pflanze gehen nämlich aus Zellreihen hervor, deren Querwände schon frühzeitig aufgelöst werden. Das gleiche gilt für die gegliederten Milchsaftschläuche und andere histologische Bestandteile des Pflanzenleibes.

Wir haben bisher die Zelle als letzten Formbestandteil des Pflanzenkörpers kennengelernt. Allein die Zelle ist nicht nur in morphologischer Hinsicht eine Einheit, sondern auch in physiologischer. Sie ist nicht nur das Formelement, sondern auch das Elementarorgan der Pflanze[1]).

Wenn man unter einem Organ im allgemeinen das Werkzeug einer bestimmten physiologischen Leistung versteht, so ist die Zelle als ein solches elementares Werkzeug aufzufassen. Jede Zelle leistet entweder zeitlebens oder doch in gewissen Altersstadien eine bestimmte physiologische Arbeit, einen bestimmten Dienst, und die Gesamtheit dieser physiologischen Funktionen aller Zellen repräsentiert und erhält das Gesamtleben der Pflanze. Die Zelle leistet nun dem Gesamtorganismus diesen Dienst entweder mittels des festen Gehäuses, der Zellwand, die sie besitzt, oder aber mittels ihres lebenden Zellenleibes, des Protoplasmakörpers oder Protoplasten, der von der Zellwand umschlossen wird. Mit dem physiologischen Begriffe der Zelle als Elementarorgan verbindet sich deshalb nicht notwendig auch der Begriff des selbständigen Lebens. Die Zelle kann an sich etwas vollkommen Lebloses sein und doch dem Gesamtorganismus einen wichtigen Dienst leisten. Dies gilt z. B. von den Zellen des Korkes, des Bastes und mehrerer anderer Gewebe. In diesen Fällen ist es eben allein die Zellwand, der eine bestimmte Aufgabe zugeteilt ist. Nach Herstellung der Zellwand durch den lebenden Protoplasten ist sein individuelles Leben für die Existenz des Gesamtorganismus belanglos geworden, der Protoplast ist abgestorben und oft ganz verschwunden. Der Unterschied zwischen lebenden und toten Zellen kann also die Einheit unserer Auffassung der Zelle als Elementarorgan des Pflanzenkörpers nicht beeinträchtigen.

Gewöhnlich ist die Zelle als Elementarorgan zugleich ein Elementarorganismus; mit anderen Worten: sie steht nicht nur im Dienste der höchsten individuellen Lebenseinheit, der ganzen Pflanze, sondern gibt sich selbst als eine Lebenseinheit niedrigeren Grades zu erkennen. So ist z. B. jede von den chlorophyllführenden Palisadenzellen des Phanerogamenlaubblattes ein elementares

ssimilationsorgan, zugleich aber auch ein lebender Organismus: man kann die elle mit gehöriger Vorsicht von dem gemeinschaftlichen Zellverbande loslösen, hne daß sie deshalb sofort aufhören würde zu leben. Es ist mir sogar geingen, derartige Zellen in geeigneten Nährlösungen mehrere Wochen lang am eben zu erhalten; sie setzten ihre Assimilationstätigkeit fort und fingen sogar n sehr erheblichem Maße wieder zu wachsen an[2]). Je ausgesprochener aber ine Zelle als Elementarorgan fungiert, um so geringer ist begreiflicherweise ire Selbständigkeit als Elementarorganismus.

Wir haben die Pflanzenzelle nach den vorstehenden Auseinandersetzungen ls einen Teil, als ein Organ des Ganzen kennengelernt; wir haben aber zuleich gesehen, daß die Zelle auch selbst ein Ganzes vorstellt und ihre eigene ndividualität besitzt. Es ist nun klar, daß nur jene Auffassung des Wesens nd der Bedeutung der Pflanzenzelle sich vor Einseitigkeiten bewahren wird, ie diese Doppelstellung der Zelle gleichmäßig berücksichtigt. Als in der litte des XIX. Jahrhunderts die Erforschung des pflanzlichen Zellenbaues von ngeahnten Erfolgen begleitet war, da neigten die hervorragendsten Forscher ie Schleiden, Nägeli u. a. begreiflicherweise dazu, die Hauptbetonung auf ie Individualität der Zelle zu legen, ihre Selbständigkeit als Elementarorgaismus in den Vordergrund zu stellen. Namentlich Schleiden vertrat diesen tandpunkt in der schärfsten und man darf wohl auch sagen extremsten Weise. as Wachstum und die Fortbildung des ganzen Organs, der ganzen Pflanze ar nach dieser Auffassung ausschließlich die Folge der Gestaltungsvorgänge n den einzelnen Zellen. Die Reaktion gegen diese einseitige Auffassung des achverhaltes wurde von Hofmeister eingeleitet, der zum ersten Male das Wachstum der einzelnen Zellen eines Organes von seinem Gesamtwachstum abängig erklärte.

Der oben präzisierten Doppelstellung der Zelle entspricht es nämlich, daß ie sich bei sämtlichen Lebensäußerungen der Pflanze teils aktiv, teils passiv erhält. Als Teil des Ganzen ist sie den allgemeinen Vorgängen der Formildung und des Wachstums unterworfen; als Elementarorganismus beeinflußt ie diese Vorgänge nach Maßgabe ihrer individuellen Stellung und Bedeutung. etrachten wir z. B. eine von den zahllosen grünen Zellen eines Laubblattes: urch ihre assimilierende Tätigkeit beeinflußt sie die Anlegung neuer Organe, nithin das Gesamtwachstum der Pflanze. Ihre Funktion wäre aber in Frage estellt, wenn nicht das Organ, zu dessen Teilen sie gehört, das Laubblatt, inolge bestimmter Gestaltungs-, d. h. Wachstumsvorgänge eine flach ausgebreitete orm annehmen und sich dann vermöge seiner spezifischen Art, gegenüber dem influsse des Lichtes zu reagieren, günstig zur Richtung der einfallenden Lichtrahlen stellen würde. Denn da die grünen Zellen zu ihrer Assimilationstätigkeit ine bestimmte Lichtintensität bedürfen, so muß in dieser Hinsicht entsprechend orgesorgt sein, bevor die Zelle normal und ausgiebig zu funktionieren vermag. inesteils ist also das Gesamtwachstum der Pflanze von der Tätigkeit der grünen ellen und ihren Assimilationsprodukten abhängig; andererseits wird ebendiese unktion der grünen Assimilationszellen von dem Gesamtwachstum der Pflanze, on der Architektonik ihrer äußeren Gliederung beeinflußt und geregelt.

Diese gegenseitige Beeinflussung von Elementar- und Gesamtorganismus ann natürlich die verschiedensten Formen annehmen. Je ausgeprägter die

Individualität des einen ist, desto mehr unterliegt der andere seinem Einfluß. Im allgemeinen finden wir, daß die Individualität der Zelle um so ausgesprochener ist und um so mehr zur Geltung kommt, auf einer je tieferen Stufe der phylogenetischen Entwickelung sich die betreffende Pflanze befindet. Bei den niedrigsten grünen Algenformen, den Protococcoideen, ist die Individualität der gesamten Zellvereinigung so wenig ausgesprochen, daß man diese letztere überhaupt nicht als Individuum in demselben Sinne wie bei höheren Pflanzen gelten läßt. Man pflegt hier von Zellfamilien oder Zellkolonien (Cönobien) zu sprechen, indem man ausschließlich die einzelnen Zellen als Individuen betrachtet. Die zierlichen Zellscheiben von Pediastrum, das sackartig geformte Netz von Hydrodictyon, die stacheligen Zellreihen von Scenedesmus stellen z. B. solche Zellfamilien vor. — Je höher dann andererseits die betreffende Pflanze entwickelt und je vollkommener ihre ganze Organisation ist, desto ausgeprägter erscheint die Individualität des Gesamtorganismus; dagegen tritt die Individualität der Elementarorganismen, der Zellen, zurück und wird nicht selten ganz aufgegeben. So kommt es zu einer häufigen Verschmelzung, zu einer Auflösung, Desorganisation und Zerreißung von Zellen und Zellkomplexen, zur Bildung von »Zellfusionen«, die den verschiedensten physiologischen Zwecken dienen. Es werden Wasserleitungsröhren gebildet, Milchsaftschläuche, Siebröhren für den Eiweißtransport, Sekretbehälter u. dgl. Auch die vielseitige Verwendung toter Zellen gehört in die Kategorie jener Erscheinungen, die das Aufgeben der Zellenindividualität charakterisieren.

Man hat den lebenden Organismus — Tier oder Pflanze — häufig als »Zellenstaat« bezeichnet, ein Vergleich, der nach dem Vorausgegangenen vieles für sich hat und in den Hauptpunkten zweifellos richtig ist. Auch im staatlichen Organismus müssen wir ja unterscheiden zwischen der Individualität der Gesamtheit und der des einzelnen Staatsbürgers.

B. Der Bau und die Funktionen der typischen Pflanzenzelle.

Im Gebrauch des Wortes »Zelle« für das Formelement und Elementarorgan des Tier- und Pflanzenkörpers spricht sich die historische Tatsache aus, daß der Entdecker der Pflanzenzellen, Robert Hooke, nur ihre relativ festen Häute und Wände beobachtet hat. Der Besitz eines solchen Gehäuses ist für den lebenden Inhalt der typischen Pflanzenzelle, für den aus Protoplasma bestehenden Zelleib, ein charakteristisches Merkmal, welches die pflanzliche Zelle von der tierischen unterscheidet. Im nachstehenden soll demnach zunächst das lebende Protoplasma mit seinen Organen, und dann die Zellwand in ihrem allgemeinen Verhalten geschildert werden[3]).

1. Allgemeines über das Protoplasma.

Das Protoplasma der Zelle, wie es Mohl, oder der Protoplast, wie ihn Hanstein genannt hat, ist als der eigentliche und ausschließliche Lebensträger der Zelle aufzufassen. Im Protoplasma vollziehen sich die chemischen Vorgänge der Ernährung und des gesamten Stoffwechsels, oder werden doch von ihm eingeleitet. Im Protoplasma findet jener mannigfaltige Kraftwechsel statt, womit die inneren und äußeren Arbeitsleistungen der Pflanze verknüpft sind.

Stofftransport, Wachstums- und Reizbewegungen, Überwindung äußerer Widerstände usw. Im Protoplasma hat ferner jene merkwürdige Eigenschaft der Organismen ihren Sitz, die von den Physiologen als Reizbarkeit bezeichnet wird. Vom Protoplasma werden alle jene Gestaltungsvorgänge beherrscht, die der einzelnen Zelle sowohl wie der ganzen Pflanze ihr spezifisches Gepräge aufdrücken. Endlich werden vom Protoplasma auch alle jene Vorgänge eingeleitet und vollzogen, welche mit der geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Fortpflanzung zusammenhängen, wobei das Plasma zugleich als Träger der erblichen Merkmale des Organismus fungiert.

Der Protoplast muß sonach ein höchst kompliziert gebauter Organismus sein, denn so überaus mannigfaltige und dabei in gesetzmäßiger Weise ablaufende und immer wiederkehrende Leistungen setzen eine entsprechend komplizierte Struktur voraus[4]). Dem scheint nun der gewöhnliche Kohäsionszustand des Protoplasmas, sein äußerlich wahrnehmbarer »Aggregatzustand«, zu widersprechen. Das Protoplasma ist im allgemeinen von zähflüssiger, schleimiger Beschaffenheit, die immer wieder dazu verleitet hat, demselben eine innere Organisation, die ihm als lebender Substanz zukommt, abzusprechen und es als eine Flüssigkeit, als kolloidale Lösung, als ein kompliziertes Gemisch, als eine Emulsion im physikalischen Sinne zu betrachten, in der sich die Lebensvorgänge nach Analogie rein physikalischer Vorgänge vollziehen, wie sie in leblosen, künstlichen Lösungen und Mischungen zu beobachten sind. Daß aber eine Substanz, welche sich äußerlich als mehr oder minder zähflüssig zu erkennen gibt, in der also eine leichte Verschiebbarkeit der Teilchen vorhanden ist, trotzdem eine innere Organisation und komplizierte Struktur besitzen kann, mag durch einen Vergleich nahegelegt werden. Eine große Armee, die ins Feld rückt, ist durch ihre komplizierte Organisation zu den mannigfaltigsten zielbewußten und einheitlichen Bewegungen und Aktionen befähigt; ihre einzelnen Abteilungen und Unterabteilungen repräsentieren aber kein starres Gefüge, sondern sind untereinander in weitest gehendem Maße verschiebbar, bis zur scheinbar vollständigen Auflösung im Einzelgefechte, beim Kundschafterdienst usw. Ja diese leichte Verschiebbarkeit der einzelnen Abteilungen ist eine notwendige Voraussetzung für die Leistungsfähigkeit der ganzen Armee, die vor dem Auge des unerfahrenen Zuschauers sich wie ein gewaltiger Strom über das Land ergießt. So sehen auch wir im zähflüssigen Protoplasma eine scheinbar strukturlose kolloidale Substanz, während doch der äußerlich wahrnehmbare flüssige Aggregatzustand nur der Ausdruck der leichten Verschiebbarkeit der Plasmateilchen ist, ohne die das komplizierte Lebensgetriebe nicht möglich wäre. Allerdings hat diese leichte Verschiebbarkeit auch ihre physikalischen Konsequenzen; es treten Erscheinungen auf, die auch an leblosen Flüssigkeiten und Gemischen zu beobachten sind. Allein mit der Lebensstruktur und dem Lebensgetriebe des Protoplasmas haben diese Erscheinungen direkt nichts zu tun[5]).

Die Kohäsionsverhältnisse des Protoplasmas sind übrigens nicht an allen Stellen und zu allen Zeiten dieselben. Einzelne Teile des Plasmas haben zeitweilig oder dauernd eine festere Beschaffenheit, eine größere Viskosität, was zweifelsohne mit ihren jeweiligen Funktionen zusammenhängt.

Natürlich hat es nicht an mannigfachen Versuchen gefehlt, im Protoplasma eine direkt sichtbare Struktur und Differenzierung nachzuweisen. Auf breitester

Grundlage hat Bütschli seine Theorie von der allgemeinen Wabenstruktur des Protoplasmas aufgebaut. Es kann in der Tat keinem Zweifel unterliegen, daß im Protoplasma der Tiere und Pflanzen eine feinwabige Struktur ganz allgemein verbreitet ist, und daß diese Struktur bei verschiedenen Lebensfunktionen des Protoplasmas eine wichtige Rolle spielt. Andererseits läßt sich nicht leugnen, daß im Protoplasma unter Umständen auch fibrilläre Strukturen auftreten. In manchen Fällen handelt es sich dabei um ein Netzwerk, das durch teilweise Resorption sehr langgezogener Wabenwände entstanden ist. In anderen Fällen dagegen scheinen die zarten Fibrillen besondere Differenzierungen im Plasma der Wabenwände zu sein. Strasburger unterscheidet sonach ein Waben- oder Alveolarplasma und ein Faden- oder Filarplasma und schreibt diesen beiden Plasmaarten auch verschiedene Funktionen zu.

Fig. 1. Zelle aus dem Staubfadenhaare von Tradescantia virginica. Das Protoplasma bildet einen Wandbeleg und mehrere den Zellsaftraum durchziehende Stränge. Im oberen Zellende befindet sich der Zellkern. Vergr. 400. Nach Kühne.

Der komplizierten morphologischen Struktur des lebenden Protoplasmas entspricht seine stoffliche Zusammensetzung. An seinem chemischen Aufbau sind sehr verschiedene Substanzen beteiligt, worunter in erster Linie die Eiweißstoffe zu nennen sind, die ja bekanntlich selbst wieder zu den kompliziertesten organischen Verbindungen gehören, welche die Chemie kennt[6]).

So wie für die anatomische und histologische Struktur des ganzen Pflanzenkörpers der Zusammenhang zwischen Bau und Funktion deutlich erkennbar ist, so müßte ein gleicher Zusammenhang auch zwischen der morphologischen Struktur des Protoplasmas und seinen Lebensfunktionen nachweisbar sein, wenn nicht jene Strukturen, um die es sich hier in erster Linie handelt, zumeist schon jenseits der Grenze mikroskopischer Wahrnehmbarkeit liegen würden. Immerhin sind wir imstande, am lebenden Protoplasten eine Anzahl wohldifferenzierter Organe zu unterscheiden, denen bestimmte Einzelfunktionen übertragen sind.

Die räumliche Anordnung und Verteilung des Protoplasmas und seiner Organe in der typischen Pflanzenzelle ist nicht immer dieselbe und hängt teils von den Entwickelungszuständen, teils von den jeweiligen Leistungen und Lebensvorgängen des Protoplasten ab. Auch äußere Reize beeinflussen die Lagerungsweise des Protoplasmas und seiner Organe. In den embryonalen Zellen der Vegetationspunkte der höher entwickelten Pflanzen wird gewöhnlich das ganze Zellumen vom Protoplasma erfüllt. Zentral gelagert findet man darin sein wichtigstes Organ, den Zellkern, an dessen Oberfläche sich das bei den Tieren allgemein verbreitete, bei den Pflanzen aber nur in den Zellen niederer Kryptogamen sicher nachgewiesene äußerst kleine Centrosom befindet. In der Nähe des Zellkernes liegen auch häufig einige etwas größere, farblose oder

blaßgrüne Körperchen, die Chromatophoren. Außerdem treten im Plasma sehr kleine spindel-, hantel- oder fadenförmige Gebilde auf, die als Chondriosomen bezeichnet werden. Alle diese Organe sind dem Zellplasma oder Cytoplasma eingebettet, das sich nach außen, gegen die Zellwand zu, durch eine Hautschicht abgrenzt. In älteren, ausgewachsenen Zellen hat sich das Bild insofern verändert, als im Plasma mit Zellsaft erfüllte Hohlräume, die Vakuolen, auftreten, die schließlich oft einem einzigen großen Saftraume Platz machen. Dann bildet der Protoplast mit seinen Organen einen dickeren oder dünneren Wandbeleg, welcher von Mohl als Primordialschlauch bezeichnet wurde. Nicht immer aber wird das gesamte Plasma durch Bildung eines Saftraumes an die Wand gedrängt. Stränge und Fäden aus Cytoplasma durchsetzen nach verschiedenen Richtungen hin den Zellsaftraum und verbinden zuweilen eine zentrale Plasmamasse, die den Zellkern enthält, mit dem plasmatischen Wandbeleg (Fig. 1).

Das Zellplasma zeigt mit Ausnahme der ruhenden Hautschicht sehr häufig mehr oder minder lebhafte Strömungserscheinungen, die als Rotation und Zirkulation des Plasmas bekannt sind[7]). Auf das Äußere dieser Plasmaströmungen sowie auf ihre inneren Ursachen ist hier deshalb nicht näher einzugehen, weil es sich dabei um ein rein physiologisches Problem handelt. Nur auf den Vorteil, der sich daraus, wie de Vries betont hat, für die Stoffwechselvorgänge und den Stofftransport in der Zelle ergibt, soll hier in Kürze hingewiesen werden. Durch die Plasmaströmung wird eine schnellere Mischung der in die Zelle eintretenden und in ihr sich verteilenden Stoffe ermöglicht, welche, wenn ausschließlich Hydrodiffusion wirksam wäre, sich nur sehr langsam ausbreiten würden. Auch die Stoffwanderung von Zelle zu Zelle wird durch die derart erzielte Mischung ansehnlich beschleunigt. Nach Versuchen von Bierberg erfolgt in den Blättern von Elodea und Vallisneria der Transport von Kalisalpeter, Lithiumkarbonat, Talliumsulfat mit Hilfe der Plasmaströmungen 3—4 mal so rasch als nur durch Diffusion. Diese Bedeutung der Plasmaströmung ist deshalb nicht minder hoch anzuschlagen, weil eine mechanische Mischung auch noch auf verschiedene andere Weise erzielt werden kann. Allerdings sind die Plasmaströmungen nicht so allgemein verbreitet, wie de Vries anzunehmen geneigt war; sie kommen häufig erst infolge von Verletzungen zustande, wobei die der Wundstelle benachbarten Zellen die lebhaftesten Plasmaströmungen zeigen. Diese durch den Wundreiz ausgelösten oder beschleunigten Strömungen unterstützen nun zweifellos den raschen Verlauf jener Stoffwechselvorgänge, die mit dem möglichst baldigen Heilungsprozesse verknüpft sind.

Die Richtung der Plasmaströmungen steht im allgemeinen im Einklang mit ihrer eben mitgeteilten Funktion. So schlägt in gestreckten Zellen die Strömung zumeist die Längsrichtung ein, wodurch der Stofftransport möglichst beschleunigt wird. Wenn z. B. in den Fruchtträgern von Phycomyces das Cytoplasma die ganze Röhre von unten bis oben in wenigen Stunden durcheilt, so wird dadurch die Versorgung des Sporangiums mit den nötigen Bau- und Reservestoffen in verhältnismäßig sehr kurzer Zeit erfolgen können. Bei lokalisiertem Dicken- und Flächenwachstum der Zellmembran bewegen sich häufig Plasmaströme den sich verdickenden Wandpartien entlang, wie dies bereits von Grüger und Dippel bei der Entstehung von netz- und spiralförmigen Wandverdickungen beobachtet

wurde, oder sie bewirken einseitige Plasmaanhäufungen an den betreffenden Stellen, wie z. B. bei der Verdickung der Außenwände in Epidermen, bei der Verdickung der Bauchwände der Spaltöffnungszellen, bei der Anlegung und dem Spitzenwachstum der Wurzelhaare usw.

Während in den bisher besprochenen Fällen die Richtung der Plasmabewegung von inneren Gründen bestimmt wird, ist sie in anderen Fällen von äußeren Einflüssen abhängig. So werden nach den Angaben einiger Forscher durch Licht- oder Schwerkraftreize einseitige Plasmaansammlungen in Wurzelhaaren, im Statolithenorgan der Wurzelhaube, in Sporangienträgern usw. hervorgerufen, — Angaben, die teilweise allerdings noch der Bestätigung bedürfen. Ferner ist es als eine sicherstehende Tatsache zu betrachten, daß jene Lageveränderungen der Chloroplasten, die von der Intensität und Richtung des einfallenden Lichtes abhängig sind, durch bestimmte, direkt nicht wahrnehmbare Bewegungen des Cytoplasmas oder besonderer Fadenstrukturen desselben vermittelt werden. Von einer aktiven Lageveränderung der Chloroplasten durch pseudopodienartige Fortsätze, wie sie vor Jahren von Schaarschmidt und später wieder von Senn behauptet wurde, kann keine Rede sein. — Schließlich ist hier auf die Beobachtung Tangls hinzuweisen, daß in mechanisch verletzten Zwiebelschuppen von Allium Cepa in den der Wundfläche benachbarten Zellen das Plasma an jenen Wänden sich anhäuft, welche der Wunde zugekehrt sind, und dabei auch die Zellkerne zu diesen Wänden hinführt. Hier ist es also der Wundreiz, der eine bestimmt gerichtete Plasmabewegung auslöst. Die große Verbreitung dieser Erscheinung hat später Nestler festgestellt.

Aus all dem geht hervor, daß man verschiedene Arten von Plasmabewegungen zu unterscheiden hat. Die direkt sichtbaren Plasmaströmungen, welche nicht selten die Chromatophoren und Zellkerne mit sich reißen, sind etwas anderes als jene nicht direkt wahrnehmbaren Plasmabewegungen, die den Zellkern in eine mit seiner Funktion übereinstimmende Lage bringen, oder unter dem Einflusse des Lichtes und anderer Reize die Chloroplasten umlagern.

2. Die Plasmahaut.

Jeder Protoplast grenzt sich nach außen durch eine besondere Hautschicht oder äußere Plasmahaut ab, welche, sofern sie mikroskopisch wahrnehmbar ist, aus hyalinem, körnchenfreiem Plasma, dem Hyaloplasma, besteht, während das von der Hautschicht umschlossene Körnerplasma (Polioplasma) durch verschiedene körnige oder tröpfchenförmige Einlagerungen, die Mikrosomen, mehr oder minder getrübt erscheint. Auch gegen die in ihm enthaltenen Safträume, die Vakuolen, grenzt sich der Protoplast durch ein aus Hyaloplasma bestehendes Häutchen, die Vakuolenhaut oder innere Plasmahaut, ab[8]).

Die Hautschicht besteht aus relativ festerem Plasma und regelt zufolge ihrer spezifischen Struktur eine Reihe von Beziehungen, die der Protoplast zur Außenwelt unterhält. An zellhautlosen, nackten Plasmakörpern, wie den Plasmodien der Myxomyceten, den Schwärmsporen der Algen, ist sie zunächst ein Schutzorgan. Bei allen Protoplasten, mögen sie von einer Zellwand umkleidet sein oder nicht, regelt sie ferner den osmotischen Stoffverkehr mit der Außenwelt und mit den benachbarten Zellen. Die Hautschicht entscheidet,

wie namentlich durch die Untersuchungen Pfeffers klargelegt wurde, denen sich in neuerer Zeit die Arbeiten Ruhlands anschließen, über den Ein- und Austritt gelöster Substanzen, die für die Ernährung und überhaupt für den Stoffwechsel der Zelle bedeutsam sind oder durch diesen erzeugt werden. Dieser Stoffaustausch vollzieht sich aber nicht ausschließlich nach physikalischen Gesetzen, sondern wird in hohem Maße von den Lebensbedürfnissen der Zelle beeinflußt, in deren Dienst die spezifische Struktur der Hautschicht steht. So kann es kommen, daß den großen Molekülen einer bestimmten Substanz der Durchtritt durch die Hautschicht gewährt wird, während den kleineren Molekülen einer anderen Substanz der Durchtritt versagt bleibt. Analoge Verhältnisse gelten auch für die innere Plasmahaut, die Vakuolenwand, deren physiologische Eigentümlichkeiten namentlich von de Vries genauer studiert worden sind.

Die Hautschicht des Protoplasten steht ferner in Beziehung zur Zellwandbildung. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die Hautschicht, welche der wachsenden und sich ausgestaltenden Zellwand direkt anliegt, an diesen Wachstumsprozessen unmittelbar beteiligt ist. Wenn die Zellmembran an scharf begrenzter Stelle in die Dicke wächst oder aufgelöst wird, so muß die an diese Stelle grenzende Hautschicht aktiv in diese Vorgänge eingreifen, da eben derlei Wachstums- und Resorptionserscheinungen eine Funktion des lebenden Protoplasmas sind. Die Hautschicht wird dabei, wie Noll betont hat, durch den Umstand unterstützt, daß sie relativ fest und in Ruhe befindlich ist und so einen lokalisierten Einfluß anhaltend ausüben kann. Natürlich ist mit der Anerkennung dieser Funktion der Hautschicht nicht gesagt, daß ihr allein aktive Gestaltungskraft zukommt. Wie wir später hören werden, ist es vielmehr in hohem Grade wahrscheinlich, daß die Gestaltungsvorgänge der Zelle und speziell der Zellwand unter dem bestimmenden Einflusse eines anderen Organs des Protoplasten stehen, des Zellkerns nämlich, welcher die Hautschicht gewissermaßen als Exekutivorgan benützt.

Die periphere Lage der Hautschicht bringt es mit sich, daß sie von äußeren Reizen zuerst getroffen wird, und so ist es nicht unwahrscheinlich, daß sie zugleich als reizperzipierendes Organ des Plasmakörpers fungiert. Auf diese Funktion der Hautschicht kann aber erst in einem späteren Abschnitte näher eingegangen werden.

Von H. de Vries wird angenommen, daß die äußere Hautschicht sowie auch die Vakuolenwand selbständige, autonome Organe des Protoplasten seien, die nur aus ihresgleichen hervorgehen, nicht aber durch Neudifferenzierung aus dem Körnerplasma entstehen können. Er stützt sich dabei u. a. auf die Tatsache, daß bei mechanischen Verletzungen, z. B. beim Zerschneiden eines Vaucheriaschlauches, die Ränder der Hautschicht sich zusammenschließen, und daß die Vakuolenwand vom Körnerplasma künstlich abgetrennt werden kann, ohne ihre Lebensfähigkeit und die damit verbundene Struktur alsbald einzubüßen; er beruft sich ferner auf die Beobachtungen Wents, wonach die Vakuolen ganz allgemein verbreitet sind und sich nur durch Teilung vermehren; scheinbar neu entstehende Vakuolen sollen aus vorgebildeten plasmatischen Vakuolenbildern, den »Tonoplasten«, hervorgehen, wie Went und de Vries die ersten Anlagen, doch auch die ausgebildeten Vakuolenhäute nennen. — Dieser Auffassung gegenüber vertritt Pfeffer die Ansicht, daß Hautschicht

und Vakuolenwand keine autonomen, den Zellkernen und Chromatophoren an die Seite zu stellenden Organe des Protoplasmas seien, sondern nach Bedarf aus dem Zellplasma durch Neudifferenzierung entstehen können. Das Zellplasma besitzt in sich selbst die Fähigkeit, sich gebotenenfalls gegen außen sowohl wie gegen innere Safträume durch Bildung einer besonderen Hautschicht abzugrenzen. Die wichtigste Beobachtungstatsache, die Pfeffer für diese Auffassung geltend macht, besteht in der künstlichen Neubildung von Vakuolen in Myxomycetenplasmodien durch Einführung von Asparagin- und Gipskriställchen, welche sich von normalen Vakuolen in nichts unterscheiden. — Es ist hier nicht am Platze, auf diese verschiedenen Ansichten näher einzugehen. Doch mag nicht unerwähnt bleiben, daß wohl auch eine vermittelnde Auffassung zulässig ist, sofern man nur zugibt, daß es verschiedene Ausbildungsstufen der Hautschicht und Vakuolenwand geben kann. Wenn die Plasmawand nur ein Schutzwall und Regulator des Stoffverkehrs ist, wird sie wohl kaum als autonomes Organ zu betrachten sein. Je komplizierter jedoch ihre Struktur sich gestaltet, je mehr sich in ihren Leistungen die auch im Protoplasten durchgeführte Arbeitsteilung ausspricht, desto bestimmter wird auch die Selbständigkeit der Plasmahaut werden und sich in gewissen Fällen bis zur vollständigen Autonomie steigern. In ähnlicher Weise haben wir uns ja auch die später zu besprechende Autonomie des Zellkernes und der Chromatophoren entstanden zu denken.

3. Der Zellkern.

Der Protoplast der typisch entwickelten Pflanzenzelle enthält stets einen scharf individualisierten Körper, den Zellkern, der sich schon durch die Konstanz seines Vorkommens und die Einheitlichkeit seines inneren Baues als ein sehr wichtiges Organ zu erkennen gibt.

Der Zellkern besitzt als wesentlichen Bestandteil ein zartes Gerüstwerk aus durcheinandergewundenen Fäden, die überdies noch durch zahlreiche Anastomosen miteinander verbunden sind. Die genauere Untersuchung des Kerngerüstes ist nur nach vorausgegangener Fixierung und Färbung des Präparates möglich. Man findet dann, daß in den nicht oder nur wenig tingierbaren Fäden sehr stark gefärbte Körnchen liegen, die man als Chromatinkörnchen bezeichnet. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß in ihnen die für die chemische Zusammensetzung des Zellkernes charakteristischen Nucleïnkörper enthalten sind. In den Windungen des Kerngerüstes liegt das meist kugelige, stärker lichtbrechende Kernkörperchen (Nucleolus), das sich schon durch sein Tinktionsvermögen von den Chromatinkörnchen unterscheidet. Häufig treten zwei oder auch mehr Nucleolen auf. Die Maschen des Kerngerüstes werden von homogenem Kernsaft ausgefüllt, und gegen das Zellplasma zu erscheint der Kern durch eine Plasmahaut, die Kernwand, abgegrenzt[9]).

Die Form des Zellkerns steht bis zu einem gewissen Grade wenigstens mit der Form der betreffenden Zelle in Zusammenhang. In isodiametrischen Zellen ist er gewöhnlich von runder Gestalt, kugelig oder scheibenförmig, in langgestreckten Zellen ist er häufig stab- oder spindelförmig. Doch kommen nicht selten auch Ausnahmen von dieser Regel vor. In manchen Bastzellen (z. B. bei Linum) sind die kleinen Zellkerne kugelig, in den Spaltöffnungs-

ellen von Ornithogalum umbellatum sind sie mondsichelförmig gekrümmt. Bei erschiedenen Gräsern sind die Kerne der ebengenannten Zellen der Form der Zellumina entsprechend von hantelförmiger Gestalt. Selten sind die Kerne elappt, wie in den Pollenkörnern verschiedener Angiospermen, oder mit spitzen, ein ausgezogenen Fortsätzen versehen, wie in der Epidermis des Laubblattes on Ornithogalum umbellatum, in den Blattstielhaaren von Pelargonium roseum nd zonale und in den pilzverdauenden Zellen der Wurzeln von Neottia nidus avis nd des Rhizoms von Psilotum. In manchen dieser Fälle stehen die abweichenlen Zellkernformen augenscheinlich zur Funktion des Kernes in Beziehung. Doch ann davon erst später gesprochen werden.

Was die Größe der Zellkerne anlangt, so ist sie teils eine spezifische igentümlichkeit bestimmter Pflanzengruppen, teils steht sie zur physiologischen unktion der betreffenden Zellen und Gewebearten in Beziehung. In ersterer linsicht ist auf die verhältnismäßig bedeutende Größe der Zellkerne bei den oniferen und Monokotylen hinzuweisen, während sich wieder die Pilze durch uffallend kleine Kerne auszeichnen. Unter den Dikotylen besitzen die Ranunulaceen und Loranthaceen relativ große Kerne. In bezug auf die einzelnen ewebearten wäre hervorzuheben, daß vor allen die embryonalen Gewebe verhältnismäßig große Zellkerne aufweisen. Nach Messungen von Strasburger tellt sich hier das Verhältnis des Kern- zum Zelldurchmesser annähernd wie zu 3; übrigens haben von Fr. Schwarz angestellte Messungen gelehrt, daß ie Größe der Kerne beim Übergange der embryonalen in Dauergewebe noch unimmt, um dann später, wenn das Wachstum im Erlöschen begriffen ist, allnählich wieder abzunehmen[10]). Schon Sachs hat aus der relativen Größe der ellkerne in den Bildungsgeweben auf ihre organisatorische Bedeutung geschlossen. — Relativ große Zellkerne besitzen ferner in der Regel die Drüsenzellen, was ieder auf eine Beeinflussung der Stoffwechselvorgänge seitens des Zellkernes inweist.

Die typische Pflanzenzelle besitzt nur einen Kern. Bei den höher entickelten Pflanzen sind, wie Treub gezeigt hat, die langgestreckten Bastzellen nd Milchröhren verschiedener Spezies aus den Familien der Euphorbiaceen, sclepiadaceen, Apocynaceen und Urticaceen mehr- bis vielkernig, was weifelsohne mit der bedeutenden Größe dieser Zellen zusammenhängt. Mag ie Funktion des Kernes was immer für eine sein, so ist doch klar, daß es in iner räumlich sehr ausgedehnten Zelle von Vorteil sein muß, wenn statt eines inzigen großen Kernes eine Anzahl kleinerer auftritt, die sich gleichmäßig n der Zelle verteilen. Unter denselben Gesichtspunkt fallen auch die mehrernigen Zellen verschiedener Algen und zahlreicher Pilze. Dagegen ist die von ohow beobachtete Mehrkernigkeit alternder Parenchymzellen verschiedener Monokotylen, z. B. bei Tradescantia, eine Zerfallerscheinung des Zellkerns; die ermehrung der Kerne erfolgt hier durch einfache Fragmentation des alternden ernes, welche in funktioneller Beziehung wahrscheinlich bedeutungslos ist[11]).

Daß ein so konstant vorkommendes und auffallendes Organ des Protolasten, wie der Zellkern, im Leben der Zelle eine höchst wichtige Rolle spielt, st zweifellos, und zahlreiche Forscher haben sich in den letzten Jahrzehnten emüht, von verschiedenen Seiten her Einblicke in die Funktion des Zellernes zu gewinnen[12]).

Die große Mehrzahl der Forscher erblickt gegenwärtig im Zellkern den Träger der erblichen Eigenschaften des Organismus. Er ist der Träger der Vererbungssubstanz, des Keimplasmas oder Idioplasmas.

Es war zuerst Nägeli (1884), der auf Grund scharfsinniger Erwägungen zu der Folgerung gelangte, daß im Protoplasma der Keimzelle ein relativ festes, äußerst kompliziert gebautes Anlagenplasma oder Idioplasma vorhanden sein müsse, das »immer eine bestimmte und eigentümliche Entwickelungsbewegung« einleitet und regelt, »die zu einem größeren oder kleineren Zellenkomplex führt, zu einer bestimmten Pflanze, zum bestimmten Blatt, zur Wurzel, zum Haar einer bestimmten Pflanze«. Jede wahrnehmbare Eigenschaft des ausgebildeten Organismus ist als Anlage oder Anlagenkomplex im Idioplasma vorhanden, das nicht nur in der Keimzelle, sondern in jeder Körperzelle des sich entwickelnden Organismus enthalten ist und ihre spezifische Ausbildung anregt und beherrscht.

Nägeli stellte sich das Idioplasma in Gestalt von zarten Strängen vor, die, ein zusammenhängendes Netzwerk bildend, den ganzen Pflanzenkörper durchziehen; er hat aber auch schon die Ansicht geäußert, daß das Idioplasma »besonders im Zellkern zusammengedrängt« sei. Bald darauf brach sich die Ansicht Bahn, daß das Idioplasma ausschließlich in den Zellkernen seinen Sitz habe. Wieder war es zunächst eine Erwägung Nägelis, die zu dieser Annahme drängte: die Erbschaft des Kindes an morphologischen Merkmalen ist von Vater und Mutter im allgemeinen gleich groß, obwohl die Masse der männlichen Geschlechtszelle, des Spermatozoons, meist vieltausendmal kleiner ist als jene der weiblichen Geschlechtszelle, des Eies. Wenn, woran man nicht zweifeln wird, die Vererbungskraft des Idioplasmas in der männlichen und weiblichen Sexualzelle gleich groß ist, so folgt daraus, daß auch die Menge des Idioplasmas in beiderlei Zellen gleich groß sein muß, so sehr diese auch hinsichtlich ihrer Masse verschieden sind. In welchem Teile des Spermatozoons kann nun das Idioplasma enthalten sein? Die Cilien und anderen Teile des Spermatozoonkörpers mit Ausnahme des Zellkernes sind spezifischen physiologischen Leistungen angepaßt, es bleibt also nur der Kern als Sitz des Idioplasmas übrig. Diese Folgerung findet durch die fundamental wichtige Tatsache ihre Bestätigung, daß bei der Befruchtung die Kerne der beiden Geschlechtszellen in eigenartiger Weise miteinander verschmelzen. Wenn sich sodann die befruchtete Eizelle teilt, so werden die einzelnen Stücke der Kerngerüste, die Chromosomen, der Länge nach halbiert und so auf die beiden Tochterzellen verteilt, daß jede von ihnen gleich viele männliche und weibliche Chromosomenhälften erhält; diese bilden sodann die Kerngerüste der Tochterkerne. Bei jeder weiteren Zellteilung findet dieselbe gesetzmäßige Verteilung der Chromosomenhälften statt.

Aus diesem Verhalten der beiden Geschlechtskerne und ihres Kopulationsproduktes, des Keimkerns (Furchungskerns), das zuerst von E. van Beneden beim Pferdespulwurm (Ascaris megalocephala) entdeckt wurde, haben bald darauf Strasburger, O. Hertwig, Kölliker und Weismann die Folgerung abgeleitet, daß der Zellkern, und zwar sein Gerüstwerk, der Kernfaden, der bei der Teilung in Chromosomen zerfällt, als Träger der Vererbungssubstanz, des Idioplasmas aufzufassen sei.

Die derart gewonnene Vorstellung von der Bedeutung des Zellkernes als Trägers der erblichen Eigenschaften, als eines Organs, das die Gestaltungs- und Wachstumsvorgänge der Zelle beherrscht, wurde alsbald von zoologischer wie von botanischer Seite durch das physiologische Experiment zu prüfen versucht. Man studierte die Beziehungen des Zellkerns zu den Regenerationserscheinungen einzelliger Organismen und beobachtete das verschiedene Verhalten von kernlosen und kernhaltigen Teilstücken des Protoplasten. So wurde botanischerseits von Klebs gezeigt, daß, wenn durch Plasmolyse in 16—25 prozentiger Rohrzuckerlösung die Plasmakörper von Zygnema-, Spirogyra- und Oedogoniumfäden in kernlose und kernhaltige Teilstücke zerschnürt werden, nur letztere sich mit einer neuen Zellmembran umkleiden, in die Länge wachsen und die ganze Zelle überhaupt vollständig regenerieren. Das gleiche wurde von mir für die Haare verschiedener Cucurbitaceen festgestellt, in denen durch ungleich starke, wulstförmige Verdickung der Außenwände die Protoplasten nicht selten in zwei getrennte Teile zerlegt werden. Wenn nun die Membranbildung fortdauert, so bildet nur jene Hälfte des Protoplasten neue Zellhautschichten, welche sich im Besitze des Kernes befindet (Fig. 2). Ferner wurde von Schmitz und mir konstatiert, daß isolierte Plasmaballen und -klümpchen verschiedener vielkerniger Schlauchalgen (z. B. von Valonia, Siphonocladus, Vaucheria) sich nur dann mit einer Zellhaut umkleiden und als selbständige neue Zellen am Leben bleiben, wenn sie zum mindesten einen Zellkern enthalten. An entzweigeschnittenen Schläuchen von Vaucheria habe ich ferner beobachtet, daß von der Wundstelle nur die Chlorophyllkörner zurückgezogen werden, nicht aber auch die kleinen zahlreichen Zellkerne, welche sich so in nächster Nähe der die Wunde verschließenden neuen Zellhaut befinden.

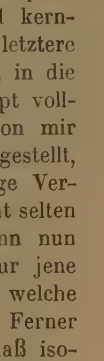


Fig. 2. Zelle eines Haares von Sicyos angulatus. Die kernhaltige Hälfte des zerschnürten Protoplasten hat sich eingekapselt.

An letztere Tatsache schließen sich jene Beobachtungen an, die ich über die Lage des Zellkernes in sich entwickelnden Pflanzenzellen angestellt habe: der Kern befindet sich meist in größerer oder geringerer Nähe derjenigen Stelle, an welcher das Wachstum am lebhaftesten vor sich geht oder am längsten andauert; dies gilt sowohl für das Wachstum der ganzen Zelle als solcher wie auch speziell für das Dicken- und Flächenwachstum der Zellhaut. Zuweilen stellen Plasmastränge eine Verbindung der Kerne mit den Wachstumsstellen auf kürzestem Wege her.

So liegen z. B. in den jungen Epidermiszellen, deren Außenwände sich stärker verdicken als die Seiten- und Innenwände, die Zellkerne in der Regel den ersteren an. Sind die Zellen ausgewachsen, so rücken die Kerne häufig auf die Seiten- und Innenwände hinüber. Bei Aloë verrucosa besitzt jede Epidermiszelle des Laubblattes eine kurze solide Membranpapille, die in der noch jungen Zelle als eine scharf umschriebene polsterförmige Membranverdickung angelegt wird (Fig. 3 *B*). Der Zellkern lagert sich diesem Zellhautpolster unmittelbar an und verbleibt in dieser Stellung, bis die Verdickung der Außen-

wand vollzogen ist (Fig. 3 *C*). Dann zieht er sich häufig wieder zurück. An Frucht- und Samenschalen treten nicht selten Oberhäute mit innenseitig verdickten Wandungen auf. Hier sieht man, wie z. B. bei Carex und Scopolina die Kerne den sich verdickenden inneren Wänden angelagert (Fig. 3 *D*). — Auch bei lokalisiertem Flächenwachstum der Zellhaut ist in der Regel die Nähe des Kernes zu beobachten. So erfolgt z. B. die Anlegung eines Wurzelhaares von Pisum sativum u. a. stets durch Ausstülpung der über dem Zellkerne gelegenen Partie der Außenwand (Fig. 3 *A*). Dem ausgesprochenen Spitzenwachstum der Wurzelhaare entspricht es ferner, daß sich der Zellkern fast immer im Ende des Haares aufhält. Bei Brassica Napus kommen verzweigte, doch einzellig bleibende Wurzelhaare vor; nur jener Ast zeigt ein bevorzugtes Längenwachstum, der sich im Besitze des Kernes befindet. — Aus diesen und einer Reihe anderer analoger Beobachtungen habe ich geschlossen, daß der Kern bei den Entwickelungs- und Gestaltungsvorgängen der Zelle eine bestimmte Rolle spielt. In Hinblick auf die schon früher mitgeteilten Tatsachen liegt die Annahme nahe, daß diese Rolle dem Kern als Träger des die Entwickelung beherrschenden Idioplasma zukommt.

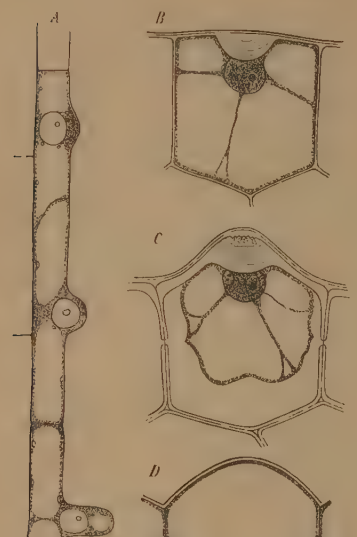


Fig. 3. Kernlagerungen in sich entwickelnden Pflanzenzellen. *A* bei der Entstehung der Wurzelhaare von Pisum sativum; *B* und *C* bei der Entstehung der Zellwandpapillen der Epidermiszellen von Aloë verrucosa; *D* bei der Membranverdickung der Samenschalenepidermis von Scopolina atropoides.

Meine Beobachtungen über den Zusammenhang zwischen Funktion und Lage des Zellkernes sind später von verschiedenen Forschern bestätigt und um neue Beispiele vermehrt worden. Auch in tierischen Zellen hat man solche Beziehungen aufgefunden. Von diesen neuen Beobachtungen seien hier bloß die von W. Magnus, Shibata und v. Guttenberg kurz besprochen, da sie nicht nur Beziehungen der Lage, sondern auch solche der Form des Zellkernes zu seiner Funktion erkennen lassen.

In den Wurzeln von Neottia nidus avis lebt ein Pilz, dessen Hyphen in gewissen Wurzelzellen dichte protoplasmareiche Knäuel bilden. Diese sterben ab, und ihr Inhalt wird von der Wurzelzelle bald verdaut und resorbiert. Die unverdauten Reste des Hyphenknäuels werden dann zu einem Klumpen zusammengepreßt und in Plasma eingehüllt, das sich in eine zelluloseartige Masse umwandelt; es handelt sich augenscheinlich um eine Art Ausscheidung und Unschädlichmachung der unverdaulichen Überreste des Pilzes. Der Kern der Wurzelzelle liegt nun nach W. Magnus stets dem Klumpen seitlich an. Er verlier

der dem Klumpen zugekehrten Seite seine scharfe Abgrenzung und sendet
ne Fortsätze aus, während die entgegengesetzte Seite meist scharf umgrenzt
Mit Recht schließt Magnus aus dieser Lagerung und Oberflächenvergröße-
g des Zellkernes auf lebhafte Wechselbeziehungen zwischen dem Kern und
n sich in Zellulose umwandelnden Plasma. Eine ganz ähnliche Klumpenbildung
K. Shibata im Rhizom von Psilotum triquetrum beobachtet. Auch hier
t der mit amöboiden Fortsätzen versehene Kern der »Verdauungszelle« in
chster Nähe des Klumpens oder direkt auf diesem; statt Zellulose wird bei
lotum eine amyloidartige Substanz erzeugt und bei der Klumpenbildung als
t verwendet. — In den Pilzzellen, die Ustilago Maydis auf Zea Mais erzeugt,
rden die in die Wirtzellen eindringenden Pilzhyphen häufig von mehr oder
nder dicken Zelluloseschеiden umhüllt, die ein Produkt des Cytoplasmas des
rtes sind. Nach den Beobachtungen v. Guttenbergs wandert der Kern der
rtzelle auf die eindringende Pilzhyphe zu, die nun rasch von Zellulose um-
lt wird; während die Hyphe weiterwächst, hält sich der häufig gelappte
rn stets an der Spitze der Hyphe auf, wo die Zelluloseschеide allmählich
änzt wird.

Der Zellkern beherrscht als Träger des Idioplasmas natürlich nicht nur
e Entwickelungs- und Gestaltungsvorgänge der Zelle, die sich auf Bildung
l Wachstum der Zellhaut beziehen. Auch alle anderen Organe der sich
wickelnden Zelle stehen unter seinem Einfluß. Es liegt in der Natur der
he, daß in dieser Hinsicht bisher weit weniger Beobachtungen vorliegen als
bezug auf die Zellmembran. An dieser Stelle möge bloß darauf hingewiesen
den, daß verschiedene Tatsachen für den Einfluß des Zellkernes auf Wachs-
n und Teilung der Chromatophoren sprechen. Diese in den jugendlichen
en der höher entwickelten Pflanzen gewöhnlich als kleine, blasse Chlorophyll-
ner oder als Leukoplasten entwickelten Organe des Plasmakörpers liegen un-
nein häufig den Zellkernen dicht an; sie wachsen und teilen sich zunächst in
nittelbarer Nähe der Kerne. Bei Selaginellaarten habe ich in den Vegetations-
zen des Stengels in jeder Zelle des Grundmeristems ein einziges kleines, blasses
orophyllkorn beobachtet, dem sich fast ausnahmslos der etwas größere Zell-
n anschmiegt. Dieses Chlorophyllkorn teilt sich, die Teilungen wiederholen
, es kommen kettenförmige Verbände von Chlorophyllkörnern zustande, und
s bleibt der Zellkern der Chlorophyllkette angelagert. Wenn das primäre
orophyllkorn nicht unmittelbar am Kerne liegt, sondern durch einen Plasma-
ng mit ihm verbunden ist, so tritt mit beginnender Teilung der Zellkern
nittelbar an den Chlorophyllapparat heran. Das ist ein deutlicher Hinweis
auf, daß auch Wachstum und Teilung der Chloroplasten unter dem Ein-
des Zellkernes stehen. Noch deutlicher und überzeugender geht dies aus
Beobachtungen Gerassimows hervor. Es ist diesem Forscher in später
besprechender Weise gelungen, Spirogyrazellen zu erzielen, die zweikernig
en oder einen fast doppelt so großen Kern besaßen als die normalen Zellen.
diesen Zellen waren die Chlorophyllbänder um die Kerne herum breiter,
ker geschlängelt und mit einem mehr lappigen Rande versehen als an den
len der Zellen. Die Chlorophyllbänder bildeten in diesen Zellen auch mehr
liche Auswüchse, die sich abtrennten und zu neuen Chlorophyllbändern her-
wuchsen. Während eine normale Zelle 7—9 Chlorophyllbänder aufwies,

enthielten die Zellen mit doppelter Kernmasse gewöhnlich 11—14, ja ausnahms weise sogar 15—16 Bänder. Gerassimow hat zweifellos recht, wenn er dies Unterschiede im Verhalten des Chlorophyllapparates dem Einfluß der Zellkern zuschreibt.

Wenn es auch begreiflich erscheint, daß der Zellkern seinen Einfluß au lokale Entwickelungsvorgänge in der Zelle dann am sichersten und energischste ausüben kann, wenn er der betreffenden Stelle möglichst nahe ist, so sind da mit natürlich auch Fernwirkungen des Zellkernes nicht ausgeschlossen. Ich hab darauf bereits in meiner Abhandlung über die Beziehungen zwischen Funktio und Lage des Zellkernes aufmerksam gemacht und eine Anzahl von Fällen mi geteilt, in denen sich die vom Zellkern ausgehenden Impulse in Plasmasträng fortpflanzen, die zwischen dem Kern und der lokal sich verdickenden Wan partie ausgespannt sind. Das ist z. B. in den Cystolithenzellen von Ficus elasti der Fall, wo der in der Basis der jungen Zelle gelegene Zellkern dem Zellulos zapfen gerade gegenüberliegt, der die Anlage des Cystolithenkörpers darstell Fast immer tritt nun ein Plasmastrang auf, der Kern und Zapfen miteinander ve bindet. Hierher gehören auch die Beobachtungen Miches, Strasburgers u. a wonach vornehmlich in embryonalen Geweben der Zellkern durch »kinopla matische« Fäden mit der Hautschicht des Protoplasten verbunden ist; fern auch die Angaben Lidforß', der ebensolche Verbindungsfäden zwischen de Kernen und den Chromatophoren, insbesondere den Chloroplasten, bei zah reichen Pflanzen beobachtet hat. — Durch Plasmafäden vermittelte Fernwi kungen des Zellkernes hat auch Townsend festgestellt und auf experimentelle Wege gezeigt, daß der Einfluß des Zellkernes auch kernlosen Plasmamasse durch verbindende Plasmafäden übermittelt werden kann. Ebenso kann sic der Einfluß des Zellkernes sogar von Zelle zu Zelle durch die die Zellwan durchsetzenden Plasmaverbindungen fortpflanzen. Natürlich wird aber durc solche Beobachtungen die Bedeutung der Nahewirkung des Zellkernes nic abgeschwächt. Denn wenn auch, um ein von Pfeffer im Hinblick auf die Dinge gebrauchtes Bild weiter auszumalen, »mit Hilfe des Telephons Mitteilunge und Befehle in weiter Ferne widerhallen«, so zweifelt doch niemand, daß Mi teilungen und Befehle am sichersten und deutlichsten dann übermittelt werde wenn Auftraggeber und Diener einander nahe gegenüberstehen.

Die fundamentale Bedeutung, die dem Zellkerne bei den Entwickelung und Gestaltungsvorgängen der Zelle zukommt, hat mehrfach dazu verleitet, ih auch als ein die Lebenserscheinungen der ausgebildeten Zelle beherrschend Zentralorgan aufzufassen. Daß man hierin zu weit gegangen ist, lehrt das Ve halten kernloser Teilstücke des Protoplasten. In solchen Plasmapartien daue die Atmung fort, die Bewegungserscheinungen, wie Plasmaströmung und Wimpe bewegung, dauern noch längere Zeit an, und auch die Assimilationstätigkeit d Chloroplasten wird nicht sistiert. Bei den Conjugaten findet in kernfrei Stücken des Protoplasten auch Stärkebildung statt, die bei Funaria jedoch unte bleibt. Sehr bemerkenswert sind die Beobachtungen, welche Gerassimow a kernlosen Zellen verschiedener Conjugaten, speziell Spirogyren, anstellte. D Kernlosigkeit beruhte in diesen Fällen darauf, daß bei der Zellteilung bei Tochterkerne ausnahmsweise einer einzigen Tochterzelle zufielen, während d andere Tochterzelle kernlos blieb. Dieses Ergebnis konnte auch künstlich d

urch erzielt werden, daß nach Beginn der Zellteilung die Teilung des Kernes urch Abkühlung unterbrochen wurde. In solchen kernlosen Zellen spielten ch zwar die vorhin erwähnten Lebenserscheinungen ab, allein nach einigen ochen gingen die Zellen stets zugrunde. Ihre Widerstandsfähigkeit gegen hädliche äußere Einwirkungen war geringer, auch wurden sie häufiger von ewissen Schmarotzerpilzen befallen. Daraus geht also hervor, daß trotz der nabhängigkeit gewisser Lebensvorgänge der Zellkern auch in der ausgebil-ten Zelle eine sehr wichtige Rolle spielt, obgleich wir sie vorläufig noch nicht her bezeichnen können.

In welcher Weise der Zellkern die Hautschicht und die übrigen Organe es Protoplasten beeinflußt, ob auf dynamischem Wege durch Übertragung ewisser Bewegungszustände, oder auf stofflichem Wege durch Ausscheidung ewisser Substanzen (Reizstoffe, Hormone, Enzyme), ist noch nicht festgestellt. öglicherweise kommt je nach der Natur der anzuregenden Wachstums- nd Stoffwechselvorgänge bald die eine, bald die andere Art von Beeinflussung ur Geltung.

Es wurde bereits erwähnt, daß nicht der gesamte Zellkern, sondern nur as Kerngerüst, das bei der Kernteilung in Chromosomen zerfällt, als Träger es Idioplasmas anzusehen ist. Die physiologische Bedeutung der übrigen Kern-estandteile ist noch ungewiß. Die Kernwand wird man wohl, gleich der akuolenwand, als eine den Stoffverkehr zwischen Zellkern und Cytoplasma gulierende Plasmahaut aufzufassen haben. Der Kernsaft dürfte zunächst ur als Träger des Kerngerüstes, als das Medium, in dem das Gerüst suspen-ert ist, in Betracht kommen; außerdem vielleicht auch als Reservestoff. Be-glich der so auffälligen Nucleolen endlich stehen sich gegenwärtig noch rschiedene Ansichten gegenüber. Von manchen Forschern wird die Nucleolar-bstanz als eine Art von Reservestoff aufgefaßt, der bei der Kernteilung den romosomen zugute kommt, bei der Bildung der Tochterkerne aber wieder geschieden wird. Auch Strasburger sieht in den Nucleolen einen Reserve-off, und zwar zugunsten der Spindelfasern, des »Kinoplasmas«. V. Häcker dlich vertritt die Ansicht, daß die Nucleolarsubstanz ein Stoffwechselprodukt r vegatativen Funktionen des Zellkernes vorstellt, das während der Kernteilung gelöster oder ungelöster Form als eine Art Sekret aus dem Kernraum ent-rnt wird[13]). Ohne eine viel genauere Kenntnis des Chemismus der Kern-lungsvorgänge, als wir sie gegenwärtig besitzen, wird sich wohl über die nktion der Nucleolen nichts Sicheres aussagen lassen.

Während man früher glaubte, daß der Zellkern durch Neudifferenzierung s dem Zellplasma entstehen könne (»freie Kernbildung«), ist jetzt vollkommen hergestellt, daß die Zellkerne nur aus ihresgleichen durch Teilung hervor-hen. Die Kernbildung beruht also stets auf Kernteilung; alle Zellkerne, die r ausgebildete Organismus besitzt, sind Nachkommen des Kernes der Keim-lle. Nur ausnahmsweise sind schon in dieser mehrere, ja zahlreiche Kerne thalten (Pertusariasporen). — Da sich in einkernigen Zellen der Vorgang der rnteilung in komplizierter Weise mit der Teilung der ganzen Zelle kombiniert, soll darauf erst bei Besprechung der Zellteilung näher eingegangen werden.

Bei allen Pflanzen, von den echten Algen und Pilzen aufwärts, ferner bei en Tieren zeigt der Zellkern einen so übereinstimmenden Bau, daß man ihn

als ein phylogenetisch einheitliches Organ des Protoplasten betrachten mu
Derartige Zellkerne lassen sich nun bei den niedrigsten Organismen, den Spal
algen (Cyanophyceen) und den Bakterien, nicht nachweisen. Inwieweit die
der Bakterienzelle auftretenden »Chromatinkörner« als Zellkerne gedeutet werde
dürfen, ist noch ganz ungewiß. Auch die in den Protoplasten der Cyan
phyceen vorhandenen »Zentralkörper«, welche von E. Zacharias, Bütsch
und Palla[14]) u. a. genauer studiert worden sind, weichen in ihrem Bau ur
ihrem ganzen Verhalten von typischen Zellkernen zu sehr ab, als daß man s
diesen als gleichwertige Organe an die Seite stellen dürfte. Damit ist nicl
ausgeschlossen, daß der Zentralkörper der Cyanophyceenzelle ein dem Zellkern
phylogenetisch verwandtes und auch funktionell analoges Organ des Protoplaste
vorstellt.

4. Die Chromatophoren.

Eine nur den Pflanzen eigentümliche Kategorie von Organen des Proto
plasten bilden die Chromatophoren, welche in allen Gewächsen, die Pilze aus
genommen, gefunden werden. Doch kommen sie nicht in allen Geweben un
Zellen der Pflanzen vor, und wo sie in großer Zahl vorhanden sind, hängt die
direkt mit der physiologischen oder biologischen Leistung der betreffenden Ge
webeart zusammen.

Die Chromatophoren sind Plasmagebilde, die durch den Besitz von Pig
menten oder wenigstens durch die Fähigkeit, Pigmente zu bilden, gekennzeichne
sind. Man unterscheidet sonach seit den in mehrfacher Hinsicht grundlegende
Untersuchungen A. F. W. Schimpers drei Arten von Chromatophoren: di
Chloroplasten, die Chromoplasten und die Leukoplasten[15]).

Die Chloroplasten oder Chlorophyllkörper sind durch zwei grün
Farbstoffe, die Chlorophylle, tingiert, neben denen auch noch gelbe Farb
stoffe, Xantophyll und Karotin auftreten. Bei den nicht grünen Algen wir
die grüne Farbe des Chlorophylls durch andere Pigmente verdeckt. Die Chloro
plasten sind bei den Algen von sehr verschiedenartiger Gestalt, bei den höhe
entwickelten Pflanzen dagegen meist scheibenförmig, als »Chlorophyllkörner«
entwickelt. Die Funktion der Chloroplasten ist eine überaus bedeutungsvolle
sie sind die Organe der Kohlenstoffassimilation in der Zelle und als solche fü
das Assimilationsgewebe der höheren Pflanzen charakteristisch. Obgleich sie i
geringerer Anzahl auch in verschiedenen anderen Gewebearten und Zellen vor
kommen, so sind sie doch kein integrierendes Organ der typischen Pflanzen
zelle und können deshalb erst im Abschnitt über das Assimilationssystem ein
gehender besprochen werden.

Die Chromoplasten sind durch untereinander verwandte Farbstoffe gel
bis rot gefärbt. Der Farbstoff tritt in der plasmatischen Grundsubstanz de
Chromoplasten entweder in amorphem Zustande auf oder, besser gesagt, i
Form von kleinen Tröpfchen (Grana), welche dem farblosen Plasma eingelage
sind; oder der Farbstoff ist kristallisiert und erscheint in Gestalt von tafel- b
stabförmigen, zumeist aber überaus dünnen, verbogenen Farbstoffkristallen, di
einzeln oder zu Büscheln vereinigt im Plasma des Chromoplasten eingebett
sind (Fig. 4 *B*). Zuweilen enthält ein und derselbe Farbstoffkörper zwei ver

schiedene Pigmente, so z. B. im Fruchtfleisch von Lycopersicum esculentum und Solanum dulcamara, wo gelbe Grana und rote Kristalle vereinigt auftreten. Außer den Farbstoffkristallen enthalten die Chromoplasten häufig auch Eiweißkristalle. — Die Form der Chromoplasten (Fig. 4) ist eine rundliche, spindelförmige oder unregelmäßig zackige und wird sehr häufig durch die Gestalt ihrer kristallinischen Einschlüsse beeinflußt oder direkt bestimmt. Eine ernährungsphysiologische Bedeutung kommt den Chromoplasten nicht zu, wohl aber sind sie in ökologischer Hinsicht von Nutzen, indem sie die lebhaft gelben und roten »Lockfarben« vieler Blumenblätter und Früchte bedingen.

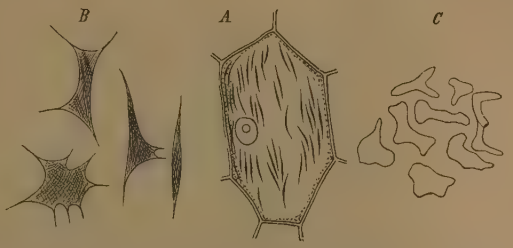


Fig. 4. *A* Zelle aus einem Perigonblatt von Hemerocallis fulva mit spindelförmigen Chromoplasten. *B* Chromoplasten aus dem Fruchtfleisch von Sorbus aucuparia mit einem dichten Gewirr von fädigen Farbstoffkristallen. *C* gelappte Chromoplasten der Blütenblätter von Genista tinctoria. *A* und *B* nach A. F. W. Schimper.

Die Leukoplasten sind farblose Chromatophoren, denen jedoch in vielen Fällen die Fähigkeit zukommt, Pigmente zu bilden und so zu Chloro- und Chromoplasten zu werden. Meist sind sie von kleiner, kugeliger Gestalt, die zuweilen durch eingeschlossene Eiweißkristalle oder durch eingelagerte Stärkekörner modifiziert wird. Ihre physiologische Rolle ist eine verschiedenartige. In jungen embryonalen Geweben repräsentieren sie die farblosen Entwickelungszustände der Chloro- und eventuell auch der Chromoplasten. In Reservestoffbehältern bilden sie aus gelösten Kohlehydraten Stärkekörner und sind mit Rücksicht auf diese Funktion von Schimper als »Stärkebildner« bezeichnet worden. In Epidermen und Haaren sind sie oft rückgebildete Chloroplasten oder von Anfang an funktionslose Plasmagebilde; bei manchen Pflanzen (Orchideen, Commelynaceen) weist ihre bedeutende Zahl und Größe darauf hin, daß sie hier eine noch unbekannte physiologische Rolle spielen.

Die aufgezählten drei Arten von Chromatophoren sind homologe, phylogenetisch und auch ontogenetisch untereinander verwandte Organe des Protoplasten. Sie sind nicht nur im Laufe der Phylogenie auseinander hervorgegangen, sondern wandeln sich auch im Laufe der Ontogenie ineinander um. Die Leukoplasten in den embryonalen Geweben einer phanerogamen Pflanze werden später gewöhnlich zu Chloroplasten und können ihre Entwickelung als Chromoplasten beschließen. Doch auch in ausgebildeten »Dauergeweben« können sich Leukoplasten in Chloroplasten verwandeln, so beispielsweise in den äußeren Gewebepartien der Kartoffelknolle. Die Chloroplasten können sich wieder in Leukoplasten zurückverwandeln, z. B. in Epidermen und Haargebilden. — Als die phylogenetisch ältesten Chromatophoren werden von Schimper wohl mit Recht die Chloroplasten und überhaupt die assimilierenden Chromatophoren betrachtet; die Ausbildung von Leukoplasten und Chromoplasten hat sich erst später, im Gefolge der weiter fortschreitenden Arbeitsteilung und Gewebedifferenzierung eingestellt.

Bis auf die Untersuchungen von Schmitz, Schimper und Artur Meyer wurde allgemein angenommen, daß die Chromatophoren, speziell die damals allein genauer bekannten Chlorophyllkörper auf doppelte Weise entstehen können: 1) durch Differenzierung im Zellplasma und 2) durch Teilung schon vorhandener Chlorophyllkörper. Gegenwärtig wird allgemein angenommen, daß die Chromatophoren nur auf letztere Weise, durch Teilung, entstehen. Zuerst hat dies Schmitz für die Chlorophyllkörper der Algen behauptet; später dehnten dann Schimper und Artur Meyer jenen Satz auf sämtliche chromatophorenführende Pflanzen aus. Von Schimper wurde an verschiedenen Beispielen gezeigt, daß bisweilen schon die Vegetationspunkte lebhaft grüne Chloroplasten aufweisen (Wurzeln von Azolla, Lemna, Luftwurzeln epiphytischer Orchideen, Scheitelzellen von Moosen), und daß die chlorophyllfreien Vegetationspunkte in ihren embryonalen Zellen wenigstens Leukoplasten enthalten, die später ergrünend zu Chlorophyllkörnern werden. Besonders deutlich lassen sich dies

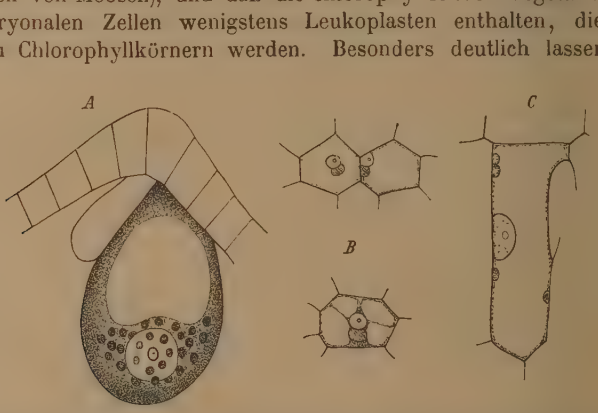


Fig. 5. *A* Eizelle von Hyacinthus non scriptus mit stärkehaltigen Leukoplasten, nach Schimper. *B* Meristemzellen aus der Vegetationsspitze des Stengels von Selaginella Kraußiana mit je einem dem Zellkerne angelagerten Chloroplasten. *C* Palisadenzelle aus einem noch weißen jungen Fiederblatte von Humboldtia laurifolia mit einigen blaßgrünen Chloroplasten.

Leukoplasten im Vegetationspunkte von Impatiens parviflora, Tropaeolum majus und Dahlia variabilis wahrnehmen. Ganz kleine kugelige Leukoplasten sind von mir in der Vegetationsspitze von Selaginella Kraußiana und Martensii beobachtet worden, die aber schon in einer Entfernung von 0,15—0,2 mm vom Scheitel in kleine blaßgefärbte Chloroplasten umgewandelt erscheinen (Fig. 5 *B*). Jede Meristemzelle enthält nur einen Chloroplasten; bei jeder Zellteilung erfolgt also in dieser Region eine einmalige Teilung des Chromatophors; bald aber treten seine Teilungen häufiger auf. Eine auffallende Verspätung erleidet die Vermehrung der Chromatophoren durch Teilung in den Laubblättern verschiedener Tropenbäume. Bei Humboldtia laurifolia und Maniltoa gemmipara sind die jungen, schlaff herabhängenden Laubblätter schon weit entwickelt, die Gewebe der Blattspreiten sind bereits differenziert und haben das embryonale Stadium längst hinter sich, und doch sind in den später so chlorophyllreichen Palisadenzellen nur 1—3 winzig kleine, blaßgrüne Chloroplasten zu finden (Fig. 5 *C*). Dem entspricht die milchweiße oder blaßrosenrote Färbung der jungen Blätter.

Bei verschiedenen Pflanzen besitzen die sehr kleinen jugendlichen Chromatophoren, wie zuerst Mikosch beobachtet hat, keine rundliche, sondern ein

pindel- oder hantelförmige Gestalt, wie sie den obenerwähnten Chondriosomen igentümlich ist. Es liegt aber kein Grund vor, wegen dieser Ähnlichkeit mit Gebilden, die zum Teile nur bei der Fixierung des Protoplasmas entstandene Kunstprodukte sein dürften, die von den obenerwähnten Forschern nachewiesene Selbständigkeit des Chromatophorensystems in Frage zu stellen.

Das Vorhandensein von Chromatophoren läßt sich nicht nur bis in das mbryonale Gewebe der Vegetationspunkte zurückverfolgen, schon in den Fortflanzungszellen sind sie deutlich nachweisbar. Zuerst hat dies Schmitz ir die ungeschlechtlichen Dauer- und Schwärmsporen sowie für die weiblichen exualzellen der Algen festgestellt. uch in den Sporen der Moose nd Pteridophyten sind Chromaophoren enthalten. Bei manchen er von Sapĕhin untersuchten ormen (Anthoceros, Laubmoose, elaginella, Isoëtes, Lycopodium) esitzt jede Sporenmutterzelle ein nziges Chromatophor, das sich vier Teile teilt, so daß jede nge Spore zunächst wieder ein hromatophor aufweist. Dieses ermehrt sich später. Die reife quisetumspore enthält sogar hlreiche, lebhaft grüne Chloroasten. In den Eizellen einiger oose (Anthoceros laevis, Atrium undulatum) hat Schimper aßgefärbte Chloroplasten beobchtet, und bei verschiedenen hanerogamen (Daphne Blagayna, Hyacinthus non scriptus, orenia asiatica) gelang es ihm, den Eizellen mehr oder minder hlreiche Leukoplasten nachzueisen (Fig. 5 *A*). In den Speratozoiden von Funaria hygroetrica hat Sapĕhin je ein ndliches Chromatophor gefunn, das dem hinteren Ende des denförmigen Kernes angelagert ist. Dagegen fehlen nach Scherrer den permatozoiden von Anthoceros die Chromatophoren gänzlich. Daß auch Pollenhläuche Chromatophoren, und zwar Leukoplasten, enthalten, ist schon seit ngem bekannt.

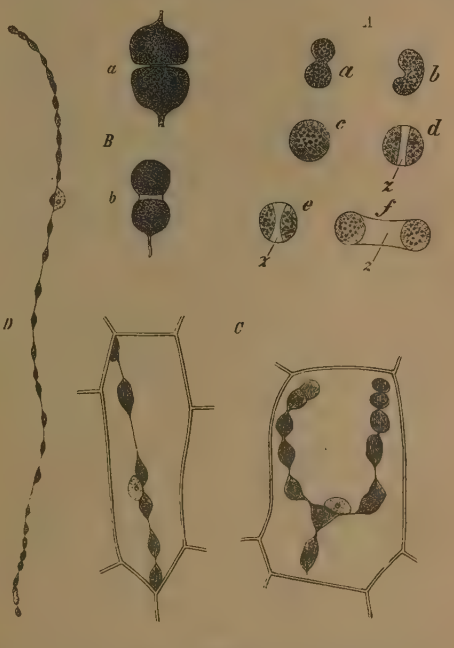


Fig. 6. *A* Teilung der Chlorophyllkörner in der Luftwurzelrinde von Chlorophytum comosum; *a* und *b* durch Einschnürung; *a—f* durch Bildung einer farblosen Mittelzone (nach Mikosch). *B* Teilung der Chlorophyllkörner im Rindenparenchym von Selaginella Kraußiana. *C* Chlorophyllketten der innersten Rindenschicht des Stengels von Sel. Kraußiana. *D* längere Chlorophyllkette aus den äußeren Partien der Stengelrinde von Sel. Kraußiana.

Der Teilungsvorgang der Chromatophoren ist hauptsächlich an Chloroasten genauer verfolgt worden. Gewöhnlich beruht die Teilung auf Einhnürung, wie bei der direkten Kernteilung, wobei sich die Struktur des lorophyllkörpers, soweit sie zu beobachten ist, nicht ändert. Dieser Teilungs-

vorgang wurde zuerst von Nägeli an den Chlorophyllkörnern verschiedener Algen (Bryopsis, Valonia, Nitella) und Farnprothallien beobachtet. Ein etwas abweichender, komplizierterer Teilungsmodus wurde von Mikosch bei den in der Luftwurzelrinde von Chlorophytum comosum vorkommenden Chlorophyllkörnern nachgewiesen (Fig. 6 *A*). Das anfangs gleichmäßig gefärbte Korn wird an zwei gegenüberliegenden Polen stärker tingiert, und die dazwischen befindliche plasmatische Mittelzone verblaßt allmählich. Dann nimmt das Korn eine biskuitförmige Gestalt an, und die beiden sich abrundenden Teilkörner grenzen sich gegen die farblose Mittelzone scharf ab. Der Teilungsprozeß wird beendet, indem die Teilkörner noch weiter auseinander rücken, und die farblose Plasmazone, immer undeutlicher werdend, schließlich ganz verschwindet. In der Stengelrinde der Selaginellen lassen sich nach meinen Beobachtungen alle Übergänge zwischen gewöhnlicher Einschnürung und dem frühzeitigen Auftreten einer farblosen Teilungszone auffinden. In ersterem Falle ist das sich teilende Chlorophyllkorn an der Einschnürungsstelle noch grün gefärbt; sie wird erst später, wenn sie zu einem dünnen Strange ausgezogen ist, farblos. In letzterem Falle dagegen ist die farblose Querzone bereits wahrnehmbar, wenn die Einschnürungsfurche noch ganz seicht ist (Fig. 6 *B*). Interessant ist es, daß in der Stengelrinde der Selaginellen die Teilung der Chloroplasten nicht vollständig vonstatten geht, indem die dünnen, farblosen Verbindungsstränge zwischen den Teilhälften dauernd erhalten bleiben (Fig. 6 *C* und *D*). So kommen kettenförmige Verbände von Chlorophyllkörnern zustande, welche in jeder Rindenzelle von einem einzigen Chloroplasten abstammen.

5. Der Zellsaft.

Wie schon oben erwähnt wurde, treten in der heranwachsenden Pflanzenzelle im Protoplasten kleinere und größere Hohlräume auf, die mit wässeriger Flüssigkeit, dem Zellsaft, erfüllt sind. Dies sind die Vakuolen, welche bei weiterer Größenzunahme der Zelle miteinander verschmelzen, so daß schließlich zumeist nur eine einzige Hauptvakuole, der Zellsaftraum, gebildet wird[16]. Das Cytoplasma grenzt sich gegen die Vakuolen beziehungsweise den Zellsaftraum durch die innere Plasmahaut oder Vakuolenwand ab, die von de Vries als ein autonomes Organ des Plasmakörpers betrachtet wird. Doch ist davon schon früher gesprochen worden.

Der Zellsaft ist im allgemeinen eine wässerige, klare Flüssigkeit von saurer Reaktion, in der verschiedene anorganische, besonders aber organische Stoffe gelöst sind. Von der Qualität dieser Substanzen hängt es ab, welche Bedeutung dem Zellsaft für das Leben des Protoplasten wie der ganzen Pflanze zukommt.

Am verbreitetsten kommen im Zellsaft organische Säuren (Apfelsäure, Oxalsäure u. a.) und deren Salze vor, die im Verein mit anderen kristalloiden Stoffen den mehr oder minder hohen osmotischen Druck bedingen, welchen der Zellsaft auf den Plasmabeleg bzw. die Zellwand ausübt. Aus diesem und dem Gegendruck der elastisch gespannten Zellhaut resultiert der Turgor der Zelle, der in verschiedener Hinsicht für das Leben der Pflanze bedeutungsvoll ist. So trägt die Straffheit turgeszierender Zellen und Gewebe zur Festigung der Pflanze bei und kann sie bei kleineren Pflanzen oder Organen, denen spezifisch mechanische Zellen fehlen, für sich allein schon bedingen. Die Turgorkraft

ermöglicht die Überwindung äußerer und innerer Widerstände beim Wachstum des Pflanzenkörpers und seiner Organe, und Turgorschwankungen sind beim Zustandekommen der verschiedenen Reizbewegungen wesentlich mit beteiligt.

Sehr häufig werden im Zellsaft Reservestoffe gespeichert. In den »Wassergeweben« ist schon das Wasser des Zellsaftes ein solcher Reservestoff, der in den Zeiten der Trockenheit den anderen lebenden Pflanzengeweben, vor allem dem Chlorophyllparenchym, zugute kommt. Als plastische Baustoffe, die beim Wachstum Verwendung finden, treten im Zellsaft besonders Kohlehydrate (Zuckerarten und Inulin), dann Eiweißsubstanzen und Amidokörper auf. So sind z. B. die sogenannten Aleuronkörner in den Speichergeweben der Samen nichts anderes als eiweißreiche, eingetrocknete Vakuolen. Auch anorganische Nährsalze, Nitrate, Sulphate und Phosphate, können im Zellsaft mehr oder minder reichlich gespeichert werden.

Andererseits enthält der Zellsaft nicht selten auch Endprodukte des Stoffwechsels, Exkrete, wie z. B. die Alkaloide, und häufig genug auch Verbindungen, deren Bedeutung im Stoffwechsel der Pflanze noch nicht genügend aufgeklärt ist, wie die Gerbstoffe und Glykoside, — Substanzen, die aber ebenso wie gewisse Exkrete in ökologischer Hinsicht von Nutzen sein können, indem sie Schutzmittel gegen Tierfraß vorstellen.

Auch in anderer Hinsicht können im Zellsaft gelöste Stoffe einen biologischen Vorteil gewähren. In Blüten und Früchten dient ein im Zellsaft gelöster Farbstoff, das Anthocyan, bei saurer Reaktion von roter, bei alkalischer von blauer Farbe, als Anlockungsmittel für die die Bestäubung beziehungsweise die Samenverbreitung bewirkenden Tiere; in Früchten kommt noch der Zuckergehalt des Zellsaftes hinzu. Sehr häufig tritt das Anthocyan auch in den Zellsäften vegetativer Organe, besonders der Laubblätter, auf, wobei es in manchen Fällen wahrscheinlich als Schutzmittel gegen zu intensive Beleuchtung fungiert.

Zuweilen kommt es vor, daß in einem und demselben Protoplasten eine qualitative Differenzierung der Vakuolen eintritt, indem sie einen verschiedenen Inhalt aufweisen oder in anderer Hinsicht besondere Eigenschaften besitzen. Neben Vakuolen mit gefärbtem kommen solche mit farblosem Inhalt vor, oder es treten gerbstoffhaltige und gerbstofflose Vakuolen nebeneinander auf. An dieser Stelle sind auch die von Crato als Physoden bezeichneten Saftbläschen zu nennen, die bei manchen Algen eine nicht unbedeutende Größe erreichen und ihre Gestalt aktiv zu ändern vermögen. Vielleicht sind hier auch die von Wakker aufgefundenen Elaioplasten anzureihen, die namentlich in der Epidermis verschiedener Orchideen und Liliaceen vorkommen und in der Regel aus einem plasmatischen Stroma mit darin eingelagerten zahlreichen Öltröpfchen bestehen. Eine besondere Stellung nehmen schließlich die bei verschiedenen Protococcoideen, in den Schwärmsporen zahlreicher Algen und mancher Pilze und der Myxomyceten auftretenden pulsierenden Vakuolen ein, welche rhythmisch verschwinden und wieder erscheinen. Wenn auch die Mechanik ihrer Pulsationen noch unaufgeklärt ist, so ist es doch andererseits sicher, daß sie ganz speziellen Aufgaben dienen, die mit den Stoffwechselprozessen, in manchen Fällen wohl auch mit dem aktiven Lokomotionsvermögen der Protoplasten zusammenhängen.

6. Die Zellhaut.

In der Ontogenie der Pflanzen treten membranlose Protoplasten, nackte »Primordialzellen«, nur am Beginn der Entwickelung auf: die Schwärmsporen der Algen und Pilze, die Ascosporen der Ascomyceten, die Sexualzellen aller Gewächse besitzen zunächst noch keine Zellmembranen. Auch die sogenannten Synergiden und Antipoden im Embryosack der Angiospermen, die durch »freie Zellbildung« entstandenen Primordialzellen im befruchteten Ei von einigen Gymnospermen sind zeitlebens oder wenigstens anfänglich noch membranlos. Wenn man von derartigen Fällen absieht, so kann man ganz im allgemeinen sagen, daß von dem Moment an, als sich die befruchtete Eizelle einer höher entwickelten Pflanze mit einer festen Zellmembran umgibt, sämtliche Zellgenerationen, welche aus ihr hervorgehen, von Anfang an mit Zellhäuten versehen sind.

In den embryonalen Geweben der Vegetationspunkte sind die Zellhäute noch dünn und zart. Fast immer tritt beim Übergang der embryonalen in Dauergewebe eine mehr oder minder starke Verdickung der Zellwände ein, die gewöhnlich den Zweck hat, ihre Festigkeit zu erhöhen. Verhältnismäßig selten kommt ihr eine andere Bedeutung zu; Wasserspeicherung wird z. B. erzielt, wenn die Verdickung zugleich mit Verschleimung einhergeht, und Aufspeicherung von »Reservezellulose« zu Ernährungszwecken ist der Sinn der Zellwandverdickungen in verschiedenen Speichergeweben, z. B. im Endosperm der Dattel. — Wohl niemals erfolgt die Verdickung der Zellhaut ringsum in gleichmäßiger Weise. An einzelnen mehr oder minder scharf umschriebenen Stellen bleibt die Wand unverdickt, indes die Verdickung dazwischen in zentrifugaler oder zentripetaler Richtung vor sich geht.

Die nach außen gerichteten zentrifugalen Wandverdickungen treten natürlich nur an Zellen auf, die allseits oder wenigstens zum Teil eine freie Oberfläche besitzen. Ersteres ist bei den Sporen und Pollenkörnern der Fall, die auf ihrer Oberfläche mit oft kompliziert gebauten Warzen, Stacheln und Leistennetzen versehen sind. Ihre Bedeutung ist eine mechanische, indem sie eine rauhe Oberfläche herstellen und so das Festhaften auf dem Substrate, bei den Pollenkörnern auf der Narbe, begünstigen. Zentrifugale Wandverdickungen treten ferner an den Außenflächen der Epidermen und der meisten Haare auf, wo sie die Gestalt von zarten Leisten, kleinen Knötchen, seltener von stärkeren, vorspringenden Höckern zeigen. Ihre Funktion ist noch meist unbekannt oder ungewiß.

Die nach innen gerichteten zentripetalen Wandverdickungen sind in bezug auf ihre Ausdehnung und Gestalt von großer Mannigfaltigkeit. Die Tatsache, daß dabei fast ausnahmslos verschieden große Zellwandpartien von der Verdickung ausgeschlossen bleiben, ist auf verschiedene Momente zurückzuführen. Zur Erreichung der nötigen Festigkeit und Aussteifung genügt häufig schon eine teilweise Wandverdickung, wie z. B. im Velamen der Orchideenluftwurzeln, bei Wasserleitungsröhren mit netzförmig verdickten Wänden usw. Hier bleiben ausgedehnte Wandpartien zunächst der Materialersparung halber unverdickt. In anderen Fällen soll den betreffenden Zellen und Zellfusionen trotz starker Membranverdickung die Fähigkeit gewahrt bleiben, ihre Gestalt zu verändern,

ihr Volum zu vergrößern und zu verringern, und eventuell noch in die Länge zu wachsen; dies wird dadurch ermöglicht, daß bestimmte Wandungsteile dünn, geschmeidig und dehnbar bleiben. So verhindern die ringförmigen Verdickungsleisten der Wassergewebszellen von Aeschynanthusarten nicht im geringsten das Zusammensinken der Zellen bei Wasserverlust. Ferner sind hier die Ring- und Spiralgefäße zu nennen, die bereits als Wasserleitungsröhren fungieren, wenn die betreffenden Stengelteile noch stark in die Länge wachsen. Ein hierher gehöriges Beispiel sind auch die einzelligen Wasserdrüsen von Gonocaryum mit ihren stark verdickten Membrantrichtern und den dünnwandigen Blasen darunter, die bei Turgorschwankungen der Drüse ihr Volum zu ändern gestatten. — Am häufigsten aber haben die unverdickten Membranpartien den Zweck, im Stoffverkehr zwischen benachbarten Zellen als leicht permeable Durchtrittsstellen für die gelösten wandernden Stoffe zu dienen. Obgleich auch verdickte Wände für die diosmotische Ausbreitung gelöster Substanzen kein dauerndes Hindernis bilden, so verlangsamen sie doch den Durchtritt nach Maßgabe ihrer Dicke, so daß das Vorhandensein dünn bleibender Wandpartien für die Stoffwanderung von Vorteil ist. Gewöhnlich sind es kleine, doch scharf umschriebene Stellen der Wand von rundlichem Umriß, die Tüpfel, welche als solche Verkehrswege von Zelle zu Zelle dienen. Ihrer Funktion entsprechend korrespondieren sie an den Wänden benachbarter Zellen stets miteinander, so daß die beiderseitigen Tüpfelkanäle nur durch die dünne Membranpartie, die Schließhaut, voneinander getrennt sind. Dieser liegt beiderseits die den Tüpfel auskleidende Hautschicht der Protoplasten an, welche an dieser Stelle wahrscheinlich eine besondere, den lokalisierten Stoffverkehr begünstigende Struktur besitzt. Daß sie über den Tüpfeln ein abweichendes Verhalten zeigt, geht ja schon daraus hervor, daß sie an diesen Stellen kein Dickenwachstum bewirkt. Die Schließhäute der einfachen Tüpfel sind bei den meisten Pflanzen von sehr engen Querkanälen durchsetzt, in denen sich zarte Plasmafäden befinden. Nicht selten treten solche Plasmaverbindungen oder Plasmodesmen[17]) auch in verdickten Wandpartien auf. Sie stellen eine direkte Verbindung benachbarter Protoplasten her und erleichtern in manchen Fällen den Stoffverkehr. Ihre wichtigste Funktion besteht aber zweifelsohne in der Reizübertragung von Zelle zu Zelle. Sie sollen daher erst im Abschnitt über reizleitende Strukturen und Gewebe genauer beschrieben werden.

Eine eigenartige Weiterentwickelung der einfachen Tüpfel repräsentieren die für die Wände des Wasserleitungssystems charakteristischen Hoftüpfel, deren Bau und Funktion ihrer besonderen Aufgaben halber erst im Abschnitt über das Leitungssystem zu besprechen sind.

Die speziellen Verdickungsarten der Zellwand hängen überhaupt so sehr mit den bestimmten Leistungen der betreffenden Zellen und Gewebe zusammen, daß auf sie gelegentlich dieser allgemeinen Erörterungen nicht näher einzugehen ist. Doch muß schon an dieser Stelle betont werden, daß in der großen Mannigfaltigkeit der Zellwandverdickungen sehr häufig auch bloße Konstruktionsvariationen zum Ausdruck gelangen.

Die innere Differenzierung der verdickten Zellwand[18]) steht in manchen Fällen mit ihrer Funktion in nachweisbarem Zusammenhange, so z. B. an den Außenwänden der Epidermiszellen; gewöhnlich ist sie aber nichts weiter

als das Ergebnis entwickelungsgeschichtlicher Vorgänge. Fast immer ist die verdickte Membran geschichtet, indem sich die einzelnen Schichten durch ihr verschiedenes Lichtbrechungsvermögen voneinander abheben. Bei künstlicher Quellung zeigen sich die einzelnen Schichten oft noch aus dünnen Lamellen zusammengesetzt. Sehr häufig läßt sich beobachten, daß die verdickte Wand aus mehreren Schichtenkomplexen, geschichteten Schalen, besteht, welche in optischer und auch chemischer Hinsicht untereinander verschieden sind. Die sogenannten primären, sekundären und tertiären Verdickungsschichten sind solche Schichtenkomplexe. Gegenüber den meist mächtig entwickelten sekundären Verdickungsschichten bilden die tertiären ein dünnes, meist stärker lichtbrechendes Häutchen, das als Grenz- oder Innenhäutchen bezeichnet wird.

Nach der von Nägeli begründeten Auffassung beruht die Schichtung der verdickten Zellmembran auf Unterschieden im Wassergehalte der einzelnen Schichten, wodurch eben ihr verschiedenes Lichtbrechungsvermögen bedingt wird. Diese später vielfach bestrittene Auffassung ist von Correns für die Schichtung verschiedener Bastzellen bestätigt worden; die Schichtung verschwindet nämlich beim Austrocknen fast oder vollständig. Andererseits gibt es geschichtete Zellmembranen, in denen die Schichtung auch durch Austrocknung oder sonstige Wasserentziehung nicht im geringsten an Deutlichkeit einbüßt (Markzellen von Podocarpus); hier müssen es also chemische Unterschiede sein, die die Schichtung bedingen. Natürlich ist in anderen Fällen auch eine Kombination der beiden genannten Ursachen, welche die Schichtung hervorrufen, möglich.

Zuweilen zeigen die Verdickungsschichten der Wand in der Flächenansicht eine zarte Streifung, wobei die einzelnen Streifen meist schräg zur Längsachse der Zelle verlaufen. Wenn zwei sich kreuzende Streifensysteme auftreten, so gehören sie stets verschiedenen Schichten an. Die der Streifung zugrunde liegende Differenzierung kann, wie bei der Schichtung, auf Unterschieden im Wassergehalte der Streifen, auf stofflichen Unterschieden oder auf beiden Ursachen zugleich beruhen. Die erste Ursache ist von Correns für die Querstreifung der Epidermiswände von Hyacinthus und Ornithogalum nutans sowie für die schräge Streifung von Bastzellwänden festgestellt worden. Auch die Streifung der Nadelholztracheiden beruht nach Krieg auf der Differenzierung von wasserreichen und wasserarmen Lamellen. Ob auch die beiden anderen Möglichkeiten verwirklicht sind, bleibt dahingestellt.

Von verschiedener Seite ist der Versuch gemacht worden, außer der Schichtung und Streifung noch eine feinere Struktur der pflanzlichen Zellmembran nachzuweisen. So hat schon Nägeli angenommen, daß in Bastfasern und anderen prosenchymatischen Zellen die kleinsten Membranpartikelchen, die Micellen reihenweise, zu überaus feinen Fibrillen verwachsen sind. Später ist es Wiesner gelungen, durch ein bestimmtes Verfahren einen Zerfall der Zellmembran in kleinste Partikelchen zu erzielen, welche er Dermatosomen nennt. Dieses »Zerstäubungs- oder Karbonisierungsverfahren« besteht im wesentlichen darin, daß die betreffenden Fasern oder Gewebe in verdünnte Salzsäure gelegt und nach 24 Stunden auf 50—60° C erhitzt werden. Auch längere Einwirkung von Chlorwasser führt zu dem gleichen Ergebnis. Die meisten Zellmembranen zerfallen hierbei in eine überaus feine, staubige Masse. Obgleich es natürlich

nicht ausgeschlossen erscheint, daß die derart erzielten »Dermatosomen« Kunstprodukte vorstellen, so ist es doch ziemlich wahrscheinlich, daß sie in vielen Fällen bereits in der intakten Membran vorgebildet sind; es bleibt dabei aber durchaus unentschieden, ob die Dermatosomen, wie Wiesner will, aus kleinsten Plasmateilchen, »Plasomen«, hervorgehen, oder ob sie nachträgliche Differenzierungsprodukte der Zellwand sind. Ebenso läßt sich nichts Sicheres über die Bindesubstanzen aussagen, welche die Dermatosomen zusammenhalten und die beim Karbonisieren gelöst werden; in vielen Fällen dürften sie aus leichter spaltbaren Hemizellulosen bestehen.

An der chemischen Zusammensetzung[19]) der pflanzlichen Zellmembran ist vor allem ein Kohlehydrat, die Zellulose, beteiligt, die als solche nur in Kupferoxydammoniak (Schweizers Reagens) löslich ist, von konzentrierter Schwefelsäure dagegen unter Zersetzung gelöst wird. Eine altbekannte Farbenreaktion ist die Blaufärbung durch Jod nach Behandlung mit Schwefelsäure sowie die Blau- oder Violettfärbung durch Chlorzinkjodlösung. Wesentlich leichter spaltbar als die echte Zellulose sind die sog. Hemizellulosen, welche u. a. die Verdickungsschichten dickwandiger Speichergewebe aufbauen und bei der Keimung gelöst werden. Zu diesen Reservezellulosen wird auch das Amyloid gerechnet, das schon durch Jod allein blau gefärbt wird. Auch andere Kohlehydrate sind in den Zellwänden sehr verbreitet, so besonders die sog. Pektinstoffe, die wahrscheinlich mit den Hemizellulosen nahe verwandt, wenn nicht identisch sind und sich durch eine schleimige oder gallertartige Beschaffenheit auszeichnen. Auch Pentosane kommen in den Zellwänden, zuweilen sogar sehr reichlich, vor. In den Membranen der Pilze ist Chitin enthalten. In den verholzten Zellwänden treten verschiedene Stoffe auf, so das Xylan oder Holzgummi, das zu den Pentosanen gehört, ferner Lignine, und endlich in relativ geringer Menge jene Verbindungen, welche die verschiedenen Farbenreaktionen verholzter Wandungen bedingen. Die auffallendsten und bekanntesten derselben sind: Gelbfärbung mit schwefelsaurem Anilin und Rot- bis Violettfärbung mit Phloroglucin und Salzsäure. Worauf diese Farbenreaktionen beruhen, ist noch nicht näher bekannt. Nach Czapek ist ein von ihm entdeckter aromatischer Aldehyd, das Hadromal, der Träger jener Färbungen. — In verkorkten und kutinisierten Zellwänden sind fettartige Körper eingelagert; sie färben sich gelb mit Kalilauge, gelbbraun mit Chlorzinkjodlösung; in Schwefelsäure sind sie unlöslich. Eine chemische Umwandlung erfahren die Zellulose- oder Pektinstoffe in den Schleimmembranen, die aber häufig bereits als solche angelegt werden. Jede Zellmembran enthält ferner Aschenbestandteile, die um so reichlicher auftreten, je älter die Zellwände sind. Besonders häufig und reichlich sind Kieselsäure und Kalkverbindungen (Calciumcarbonat und -oxalat) in manchen Zellwänden eingelagert.

Die chemischen Metamorphosen, welche die Zellmembranen erfahren, sowie die Einlagerung von organischen und anorganischen Stoffen haben häufig eine funktionelle Bedeutung. Verkorkte Wände sind für Wasser und Gase undurchlässig oder wenigstens schwer permeabel, weshalb sie besonders in Hautgeweben Verwendung finden. Doch gibt es auch Wände, die wir den Reaktionen zufolge als kutinisiert bezeichnen, und welche sich trotzdem für Wasser als leicht per-

meabel erweisen. Hierher gehören die Außenwände der epidermalen Wasserdrüsen. Ein Zusammenhang der Verholzung mit bestimmten Funktionen der Zellwand läßt sich dagegen nicht nachweisen; mechanische Fasern von großer Zugfestigkeit können verholzt oder unverholzt sein, und die von Sachs angenommene besondere Eignung verholzter Zellmembranen zur Wasserleitung ist, abgesehen von theoretischen Bedenken, schon deshalb höchst unwahrscheinlich, weil sich das Wasser erwiesenermaßen nicht in den Wänden, sondern im Lumen der wasserleitenden Elemente aufwärts bewegt. — Die Verschleimung bestimmter Zellmembranen bedeutet in manchen Fällen, speziell in Laubblättern, Aufspeicherung von Wasser für trockene Zeitperioden; in anderen Fällen, bei Samen und Früchten, hat der Membranschleim die Aufgabe, die keimenden Samen im Erdreich zu befestigen. Im Endosperm verschiedener Leguminosen ist der Schleim ein Reservestoff. An untergetauchten Wasserpflanzen mag er auch als Schutzmittel gegen Tierfraß in Betracht kommen. Die Verkieselung und Verkalkung der Zellmembranen hat häufig eine mechanische Bedeutung. Sie erhöht die Festigkeit und allerdings auch die Sprödigkeit der Epidermiswände sowie der Haare verschiedener Pflanzen und stellt so namentlich gegen tierische Feinde ein wirksames Schutzmittel vor. Bei den Brennhaaren wird durch Verkieselung und Verkalkung die zum Abbrechen der Haarspitze nötige Sprödigkeit erzielt.

Die Entstehung und das Wachstum der Zellmembran ist in weitgehendem Maße vom Protoplasma abhängig. Die Zellhaut ist ein Produkt, und zwar, ganz allgemein gesagt, ein Ausscheidungsprodukt des Protoplasten. Auf die Einzelheiten dieses Vorganges, die noch sehr der Aufhellung bedürfen, kann in diesem Buche nicht näher eingegangen werden.

Das Dickenwachstum der Membran kann a priori auf dreierlei Art vor sich gehen. Es kann erstens in ähnlicher Weise wie bei galvanoplastischen Prozessen durch sukzessive Anlagerung neuer Membranteilchen bzw. Zellulosemoleküle an die bereits vorhandenen Wandpartien erfolgen; das wäre dann Appositionswachstum im engeren Sinne des Wortes. Es können zweitens die neuen wandbildenden Moleküle in das Innere der Membran eingelagert werden und sich hier unter dem Einfluß orientierender Kräfte, die in der Membran selbst ihren Sitz haben, in den molekularen bzw. micellären Bau der Wand einfügen. Dies ist das Intussuszeptionswachstum im Sinne Nägelis. Drittens endlich kann die Dickenzunahme der Membran auch derart vor sich gehen, daß nicht sukzessive Molekül für Molekül an- oder eingelagert wird, sondern daß wiederholt neue Membranlamellen entstehen, die wie die Blätter eines Buches aufeinander gelagert werden. Auch dieser Vorgang wird als Appositionswachstum im herkömmlichen weiteren Sinne des Wortes zu bezeichnen sein.

Am sichersten ist dieser letzterwähnte Modus des Dickenwachstums der Membran festgestellt. Eine Reihe von Forschern, wie Schmitz, Strasburger, Klebs, Noll, Krabbe u. a., haben an verschiedenen Objekten die wiederholte Neubildung von Wandlamellen beobachtet. Besonders übersichtlich und gut verfolgbar vollzieht sich dieser Vorgang beim Dickenwachstum der Bastzellwände. — Daß die durch Appositionswachstum entstandenen Membranlamellen für sich noch nachträglich durch Intussuszeption in die Dicke wachsen, ist zwar möglich,

och nicht sicher erwiesen. Wohl aber setzen nachträgliche Differenzierungen
1 der Zellwand und zentrifugale Wandverdickungen notwendigerweise Intus-
uszeptionswachstum voraus, welches nicht selten dadurch erleichtert werden
ürfte, daß lebendes Cytoplasma in die Wand eindringt.

Das Flächenwachstum der Membran beruht in manchen Fällen, speziell
ei Algen, auf passiver Dehnung der älteren Wandlamellen, welchen dann neue
on entsprechend größerer Flächenausdehnung angelagert werden. Streng-
enommen kann man dabei nicht von Flächenwachstum, sondern nur von
lächenzunahme sprechen. Wirkliches Flächenwachstum ist nur durch Intus-
uszeption möglich, wobei verschiedene Tatsachen für die Annahme sprechen,
aß dieses Wachstum ein aktives ist[20]).

C. Die Größe der Pflanzenzellen[21]).

Es ist zuerst von Sachs auf die in ihren Konsequenzen sehr bedeutungs-
olle Tatsache hingewiesen worden, daß im Pflanzenreiche (wie auch bei den
eren) die einzelnen Individuen »in einer außerordentlich langen Größenskala
ch bewegen, während ihre wesentlichen Formelemente, die Zellen, sich inner-
lb weit geringerer Größenabstufungen halten«. Die größten Baumriesen,
ellingtonien und Eukalypten, erreichen eine Höhe von 100 m und darüber,
e kleinsten Bakterienformen dagegen werden kaum 0,001 mm lang. Die linearen
mensionen der einzelnen Individuen wechseln also ungefähr zwischen 1 und
0 000 000 μ. Die Größe der Bausteine, der Zellen, dagegen, aus denen sich
einzelnen Pflanzen aufbauen, variiert innerhalb weit engerer Grenzen. Faßt
an nur die mehr oder minder isodiametrischen, parenchymatischen Zellformen
s Auge, die am Aufbau des Pflanzenkörpers in erster Linie beteiligt sind, so
hwankt ihr Durchmesser nach den Beobachtungen Amelungs im allgemeinen
vischen 0,015 und 0,066 mm. Man kann mit Sachs diese Grenzen noch
eiter stecken und sagen, »daß sich der Querdurchmesser der ausgewachsenen
renchymzellen nach Hunderteln eines Millimeters (also etwa von 0,01 bis
09 mm) bemißt«. Größere Parenchymzellen sind ziemlich selten; in saftigen
üchten, im Markgewebe mancher Pflanzen (z. B. bei Sambucus nigra, Impatiens
andulifera) werden die Zellen so groß, daß sie mit freiem Auge leicht gesehen
erden können; ihr Querdurchmesser erreicht 0,13 bis 1 mm. Die prosenchy-
tischen, langgestreckten Zellformen dagegen erreichen bedeutend größere Di-
ensionen; die gewöhnliche Länge der Bastzellen beträgt 1—2 mm, doch kom-
en auch solche von 10 mm und darüber vor (Lein- und Hanfbast); bei einigen
ticaceen erreichen sie ausnahmsweise sogar eine Länge von 50—200 mm.
andererseits die kleinsten Zellen vielzelliger Pflanzen selten unter 0,01 mm
rabgehen, so läßt sich sagen, daß die linearen Dimensionen der einzelnen
llen vielzelliger Pflanzen im allgemeinen zwischen 10 und 10 000 μ schwanken.
ß derlei Zahlenangaben nur ein sehr ungefähres Bild der tatsächlichen Ver-
ltnisse geben können, ist selbstverständlich.

Als Hauptergebnis seiner Messungen hat Amelung hingestellt, daß gleich-
ige Organe, z. B. Laubblätter, bei derselben Pflanze aus nahezu gleichgroßen
llen bestehen, auch wenn diese Organe eine sehr verschiedene Größe be-

sitzen. Dieses Ergebnis ist aber durch die Untersuchungen Sierps nicht unwesentlich eingeschränkt worden. Die Zellgröße eines bestimmten Gewebes ist bei ein und derselben Pflanze nicht konstant, wobei sie äußere Ursachen stark beeinflussen. Immerhin ist für die Zellgröße eines Gewebes bei ein und derselben Spezies ein Mittelwert charakteristisch und erblich festgelegt. Ein Unterschied in der Organgröße kann aber auf einer entsprechenden Reduktion der Zellgröße, der Zellenzahl, ja sogar auf einer Verminderung der Zellenzahl und einer entsprechenden Vergrößerung der Zellen beruhen.

Trotz dieser Einschränkungen läßt sich nicht bestreiten, daß kompliziertere Gewebedifferenzierungen eine größere Anzahl von verfügbaren Bausteinen, von Zellen, erfordern. Da nun diese Bausteine aus bestimmten Gründen nicht unter ein gewisses Größenausmaß herabgehen, so leuchtet ein, daß sehr kleine mehrzellige Pflanzen, wie Sachs betont hat, im allgemeinen einen einfacheren histologischen Bau besitzen als größere Pflanzenformen. Dabei darf freilich nicht außer acht gelassen werden, daß mikroskopisch kleine Pflanzen in der Regel zwar keine Gewebepflanzen sein können, daß sie aber doch dadurch einen verhältnismäßig sehr hohen Grad von innerer Differenzierung erreichen können, daß die einzelnen Zellen selbst einen komplizierteren Bau annehmen und Organe ausbilden, die den Zellen der größeren, vielzelligen Pflanzen fehlen. Eine einzellige Volvocacee z. B. besitzt nicht nur eine Zellmembran, Plasma, Zellkern und Chromatophoren, sondern außerdem noch schwingende Wimpern, einen Augenfleck und eine pulsierende Vakuole.

Die mittlere Größe der Gewebezellen der höher entwickelten Pflanzen, die, wie wir oben gesehen haben, innerhalb nicht sehr weiter Grenzen schwankt, wird von Sachs als eine nicht weiter erklärbare Erfahrungstatsache betrachtet, ähnlich wie die Atomgewichte der Elemente. Die physiologische Pflanzenanatomie kann sich damit nicht zufriedenstellen. So wie sie nach dem Zusammenhang zwischen Bau und Funktion der Zellen fragt, muß sie auch die Größe der Zellen in den Kreis ihrer Erklärungsversuche ziehen.

Wir haben oben gesehen, daß die Größen der parenchymatischen Elemente des Pflanzenkörpers bei den verschiedenartigsten, großen und kleinen Pflanzenformen innerhalb ziemlich enggezogener Grenzen schwanken, mögen die Zellen auch ganz verschiedenen Aufgaben dienen. Dies beweist also, daß es allgemeingültige Vorteile geben muß, die mit den tatsächlich immer wiederkehrenden mittleren Zellgrößen verknüpft sind, Vorteile, die nicht unmittelbar mit der jeweiligen Spezialfunktion der betreffenden Zellen zusammenhängen, sondern auf ihre allgemeinen Lebensfunktionen Bezug nehmen. Welches nun diese Vorteile sind, läßt sich gegenwärtig allerdings nicht angeben. Man kann nur mutmaßen, daß im Hinblick auf die Beeinflussung der Stoffwechselprozesse durch die Raumverhältnisse, auf die Schnelligkeit des Stoffverkehrs, auf die Turgorverhältnisse, auf die Wirkungssphären der Zellkerne usw. die tatsächlich gegebenen mittleren Zellgrößen als die günstigsten sich herausgestellt haben.

Auf einem festeren Boden bewegt man sich, wenn man die relativen Größenverhältnisse der Zellen verschiedener Gewebearten betrachtet. Denn so wie Form und Bau der Zellen einer bestimmten Gewebeart mit ihrer physiologischen Funktion übereinstimmen, ebenso muß auch ihre Größe damit im Einklang stehen. Jede Zelle ist ihrer speziellen Aufgabe nicht nur betreffs ihrer

orphologischen Baues, sondern auch hinsichtlich ihrer Größenverhältnisse an-
paßt.

So ist es z. B. leicht verständlich, weshalb die Speicherzellen im allgemeinen
l größer sind als die Assimilationszellen. Die Stoffspeicherung findet im Ge-
ntlumen der Zelle statt. Die Chlorophyllkörner der Assimilationszellen sind
er wandständig, die Zellwände müssen deshalb eine möglichst große Ober-
che besitzen, um möglichst zahlreichen Chlorophyllkörnern Platz zu gewähren.
werden also in das Assimilationsgewebe so viel Zellwände eingeschaltet, die
llen werden dadurch so sehr verkleinert, als es mit ihren allgemeinen Lebens-
nktionen und einer genügenden Durchleuchtung überhaupt verträglich ist. Die
ist ansehnliche Länge der spezifisch mechanischen Zellen, der Bastzellen, ist
ichfalls als eine Anpassung an ihre Funktion zu deuten: je länger die Zellen
d, desto fester ist ihre gegenseitige Verbindung zu einheitlichen Strängen.
e verschiedene Weite der Wasserleitungsröhren ist von den Bedürfnissen der
anze in bezug auf Quantität und Schnelligkeit des Transpirationsstromes ab-
ngig. Pollenkörner, die durch den Wind verbreitet werden, sind im allge-
einen kleiner als jene, die der Übertragung durch Insekten angepaßt sind.
diesen und zahlreichen anderen Fällen sind die relativen Zellgrößen unschwer
rständliche Anpassungen an die jeweiligen Funktionen.

D. Die Ursachen und Vorteile des zelligen Baues der Pflanzen.

Bei verschiedenen Thallophyten, Algen sowohl wie Pilzen, läßt sich ein
lulärer Aufbau des Pflanzenkörpers nicht beobachten. Die ganze Pflanze be-
zt einen einheitlichen, unzerteilbaren Plasmaleib, der von einer festen Membran
geben ist. Zahlreiche Schizophyten, Protococcoideen, die Desmidiaceen, Dia-
naceen, Siphoneen und Phycomyceten kennzeichnen sich durch solche unzer-
lte Plasmakörper. Indem man diese Pflanzen mit den zellulär gebauten ver-
eicht, pflegt man sie als einzellig zu bezeichnen und den letzteren, welche
elzellig sind, gegenüberzustellen. So fügen sich dann sämtliche Pflanzen-
rmen ausnahmslos in das allgemeine Schema des zelligen Aufbaues ein.
renggenommen ist aber die Bezeichnung »einzellig« nur dann zulässig, wenn
betreffende einzellige Pflanze einer einzelnen Zelle der nächstver-
ndten vielzelligen Pflanzen homolog ist, wenn also die letzteren phyloge-
tisch aus der Vereinigung mehrerer oder zahlreicher einzelliger Individuen
rvorgegangen sind. Die Vereinigung kann dabei schon sehr frühzeitig erfolgen,
dem bereits die ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen zusammentreten, oder
können sogar die durch Teilung entstehenden Fortpflanzungszellen, statt sich
trennen, verbunden bleiben und so einen vielzelligen Organismus bilden. Auf
stere Art entstehen die vielzelligen Cönobien verschiedener Protococcoideen,
B. von Pediastrum, Hydrodictyon, und da nun jene zu dieser Algenordnung
hörigen Arten, welche als sogenannte Eremobien einzeln leben, unzweifelhaft
n einzelnen Zellen einer Pediastrumscheibe usw. homolog sind, so darf man
auch mit vollem Recht als einzellige Organismen bezeichnen. In analoger
eise nimmt Nägeli an, daß die aus vielzelligen Fäden bestehenden Nostoca-
en phylogenetisch aus einzelligen Chroococcaceen entstanden sind, indem sich
einzelnen durch Teilung entstandenen Individuen nicht voneinander trennen,

sondern dauernd verbunden bleiben und nun einen einzigen vielzelligen Organismus repräsentieren. Nägeli geht aber noch weiter und erblickt in dem ebenerwähnten Vorgange das »eigentlich gewebebildende Prinzip« im ganzen Pflanzenreiche[22]).

Die Vielzelligkeit ist aber phylogenetisch zweifellos auch auf andere Weise zustande gekommen. Wenn man eine hochdifferenzierte Siphonee, z. B. Caulerpa, welche mit ihrem kriechenden Stengel und ihren wurzel- und laubblattähnlichen Organen den allgemeinen Habitus einer hochdifferenzierten, vielzelligen Pflanze nachahmt, die aber nichtsdestoweniger einen einheitlichen, unzerteilten Plasmakörper besitzt, als einzellig bezeichnen wollte, so wäre dies eine gezwungene Auffassung. Die Caulerpapflanze ist einer ganzen vielzelligen Pflanze zu vergleichen; ihr vielkerniger, einheitlicher Plasmakörper entspricht der Summe der einzelnen, einkernigen Protoplasten eines vielzelligen Gewächses. Ist dies richtig, so dürfen wir, wie dies zuerst Sachs nachdrücklich betont hat[23]), die Caulerpa sowie überhaupt die Siphoneen und Phycomyceten nicht als einzellig bezeichnen, wir müssen sie vielmehr als nicht zellulär gebaut ansehen und sie als solche den zellig gebauten Pflanzen gegenüberstellen.

Da nun relativ hochdifferenzierte, nicht zelluläre Pflanzen seltene Ausnahmen sind, so muß der zellige Bau für die Entwickelung höherstehender Pflanzenformen von größter Bedeutung gewesen sein; es müssen sich an ihn so wesentliche Vorteile geknüpft haben, daß auch unabhängig von jenem an die Fortpflanzung gebundenen Modus, zur Vielzelligkeit fortzuschreiten, den Nägeli betont hat, aus nicht zellulären Pflanzen durch wiederholte Wandbildung und Zerteilung des einheitlichen Plasmakörpers zellig gebaute Pflanzen entstanden sind. Diese Vorteile machen sich übrigens unter allen Umständen geltend, mag nun die Vielzelligkeit höher entwickelter und größerer Pflanzenformen phylogenetisch durch das Zusammentreten oder Beisammenbleiben einzelliger Individuen bzw. Fortpflanzungszellen erreicht worden sein, oder auf der inneren Differenzierung des nicht zellulären Pflanzenkörpers in eine Anzahl von Kammern und Protoplasten beruht haben.

Vor allem ist es das Prinzip der Festigung, das eine zellige Struktur des Pflanzenkörpers erheischt. Eine bestimmte Form und Gliederung der Pflanze ist nur möglich, wenn sie sich aus einem relativ festen Material ein stützendes Gerüst bildet, das zur Aufnahme und Bergung des an sich formlosen Lebensträgers, des Plasmas, bestimmt ist. Daß ohne ein solches Gerüst jede Gliederung und Architektonik eines größeren Pflanzenkörpers unmöglich ist, zeigen uns am deutlichsten die tausend wechselnde Formen annehmenden, d. i. eben formlosen Plasmodien der Myxomyceten, die nichts anderes als den nackten, ungestützten Plasmakörper der Pflanze vorstellen. Schon bei einer mikroskopischen Kleinheit der Pflanzen, bei Schizophyten, Protococcoideen u. a., ist wenigstens ein das Plasma umhüllender Zelluloseschlauch notwendig, um bestimmte Formen zu ermöglichen und dauernd zu erhalten. Die nicht zellulären Siphoneen und Phycomyceten sind gewissermaßen als ein Versuch der Natur zu betrachten, inwieweit bei bloßem Vorhandensein eines solchen festen Zelluloseschlauches der Aufbau größerer Pflanzenkörper mit einer bestimmten Differenzierung der äußeren Gliederung möglich ist. Allein schon bei manchen Siphoneen erwies sich diese einfachste Form eines festen Gerüstes als ungenügend.

i der schon oben erwähnten Gattung Caulerpa sind deshalb in sämtlichen ganen zahlreiche Zellulosefäden ausgespannt, welche zusammen eine ganz rksame Versteifungseinrichtung vorstellen, indem sie besonders, wie Janse zeigt hat[24]), die äußere Form der Pflanze gegenüber der deformierenden irkung ihres eigenen Turgors sichern. Einer Landpflanze wäre aber damit r wenig gedient. Diese bedarf der wirksameren Aussteifung mittels ganzer llulosewandungen, welche sich nach verschiedenen Richtungen schneiden d derart eine fächerige, d. i. zellige Struktur der Pflanze bedingen. Wir auchen übrigens nicht einmal die Landpflanzen mit ihrem gesteigerten Festigitsbedürfnisse besonders hervorzuheben. Als einfachstes Beispiel kann uns dieser Hinsicht jeder beliebige Algenfaden dienen, dessen Querwände in gessen Abständen als Aussteifungsplatten fungieren, durch welche die dünne, te Zelluloseröhre vor dem Einknicken bewahrt wird. Diese Querwände hern die ganze Röhre; sie zerteilen das gesamte Plasma in ebenso viele rtionen, als Fächer gebildet werden, und damit ist die Röhre zu einem Zellen geworden.

Als zweite Hauptursache des zelligen Baues der Pflanzen, wie der Organen überhaupt, ist das Prinzip der physiologischen Arbeitsteilung anzuaen. Während vom Standpunkte des mechanischen Prinzipes das Hauptgewicht f die Einschaltung fester Zellwandungen zu legen ist, wobei die hierdurch wirkte Zerteilung des Gesamtplasmas bloß eine notwendige Folgeerscheinung rstellt, so handelt es sich dagegen bei der Durchführung des Prinzips der beitsteilung in erster Linie gerade um diese Zerteilung des einheitlichen smakörpers der Pflanze in einzelne kleine Portionen, und die Zellwandbildung nur das Mittel zu diesem Zweck. Durch die Individualisierung dieser zahlchen Plasmaportionen werden ebenso viele einzelne Arbeiter, es werden mentarorgane gewonnen, denen mit viel größerer Leichtigkeit verschiedenige Aufgaben zugewiesen werden können als einem einzigen unzerteilten, oßen Plasmakörper.

Schon bei den Siphoneen und Phycomyceten können wir die ersten Ange dieser mit der Arbeitsteilung zusammenhängenden Wand- und Zellbildung obachten. Der Vegetationskörper von Vaucheria besteht aus einem verschiedenig verzweigten, querwandlosen Schlauche. Wenn sich dieser zur Fortpflanzung schickt, mag sie nun auf geschlechtlichem oder ungeschlechtlichem Wege olgen, wird in der Regel das den reproduktiven Funktionen dienende sma abgegrenzt. Bei Vaucheria sessilis, tuberosa geminata u. a. schwellen zelne Astenden an, und ihr protoplasmatischer Inhalt, der sich später zur wärmspore umbildet, wird durch eine Querwand vollkommen abgesondert. In cher Weise erfahren auch die männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane, Antheridien und Oogonien, eine vollständige Abgrenzung von den vegetaen Teilen der Pflanze. Auch bei den Phycomyceten werden beiderlei Fortnzungsweisen durch das Auftreten von meist unregelmäßig gestellten Querden eingeleitet, welche den früher kontinuierlichen Mycelschlauch in eine zahl von Fächern teilen. Man kann das Auftreten dieser Querwände keinesgs aus dem mechanischen Prinzip erklären; denn weder bei den Phycomyen noch bei den Siphoneen steigern sich vor Eintritt der Fortpflanzung die tigkeitsbedürfnisse derjenigen Schlauchteile, in welchen die Querwände auf-

treten. Man hat es hier vielmehr ganz zweifellos mit einer Konsequenz der ein getretenen Arbeitsteilung zu tun. Es ist einleuchtend, daß die primärste Er scheinung der Arbeitsteilung in der Sonderung der vegetativen von den repro duktiven Funktionen besteht, und daß auch dementsprechend eine Separierun der mit diesen beiden Funktionen betrauten Organe beziehungsweise Plasma portionen durchgeführt wird. Das Mittel hierzu ist, wie gesagt, das Auftrete von Querwänden.

Es bedarf keiner näheren Ausführung, daß auch in bezug auf die rei vegetativen Funktionen die Arbeitsteilung durch die zellige Struktur des Pflanzen körpers sehr erleichtert wird. Namentlich sind es die verschiedenen System der Ernährung, deren Differenzierung ohne das Vorhandensein eines zellige Aufbaues nur schwierig vorzustellen wäre.

II. Die Gewebe.

In allen vielzelligen Pflanzen bilden die Zellen bestimmte einheitliche Kom plexe, die man als Gewebe zu bezeichnen pflegt. Die Einheit eines solche Zellverbandes beruht nach der in diesem Buche vertretenen Auffassung eben sowohl auf einer gewissen Gleichartigkeit des Baues seiner Elemente wie au der damit im Zusammenhang stehenden Gemeinsamkeit der physiologische Funktion des Zellverbandes. Sehr häufig treten in den verschiedenen Gewebe einzelne fremde Formbestandteile auf, welche in morphologischer und funk tioneller Hinsicht von den benachbarten Gewebselementen abweichen; so finde sich, um nur ein Beispiel anzuführen, in dem grünen, zartwandigen Assimi lationsgewebe vieler Pflanzen einzelne dickwandige, farblose Faserzellen vo deren Aufgabe keine ernährungsphysiologische, sondern eine mechanische is Solche fremde Formbestandteile werden nach Sachs als Idioblasten be zeichnet. Insofern gewöhnlich sämtliche Idioblasten eines Gewebes von gleiche Ausbildung sind und dieselbe Aufgabe zu erfüllen haben, kann ihre Gesamthe gleichfalls als ein Gewebe im übertragenen Sinne bezeichnet werden.

A. Die Entstehung der Gewebe.

Bei allen höher entwickelten Pflanzen, den Moosen, Pteridophyten un Phanerogamen, beruht die Gewebebildung, von wenigen Ausnahmen abgesehen auf wiederholter Zellteilung. Aus einer oder mehreren Urmutterzellen (de Spore, der befruchteten Eizelle, der Scheitelzelle oder den Initialzellen de Vegetationspunkte) gehen durch wiederholte Zweiteilung nicht nur die zahlreiche Formelemente eines einzelnen Gewebes hervor, sondern alle Gewebearten un Gewebesysteme eines Organs sowie der ganzen Pflanze. — Auch bei de Thallophyten kann die Gewebebildung ausschließlich durch Zellteilung zustand kommen. Sehr häufig sind dabei aber auch Verwachsungsvorgänge beteiligt wobei entweder einzelne Zellen oder durch Zellteilung entstandene Zellfäde und Zellkörper miteinander verwachsen können.

Zunächst soll nun die typische Zellteilung[25]) der vegetativen einkernige Zellen bei höher entwickelten Pflanzen besprochen werden. Es sind dabei haupt sächlich zwei Reihen von Vorgängen zu unterscheiden: die Teilung des Plasma

ibes der Zelle, welche mit der Bildung der Scheidewand zwischen den Schwesterellen abschließt, und die Teilung des Kernes der Mutterzelle. Durch das Inandergreifen der Zell- und Kernteilungsvorgänge kompliziert sich der ganze rozeß in eigentümlicher, charakteristischer Weise. Dank den mühevollen Unterchungen zahlreicher Forscher, vor allem Flemmings und Strasburgers, nd wir über die Details dieser Vorgänge sehr genau unterrichtet.

Wenn sich eine Zelle zur Teilung anschickt, so zeigen sich im Zellkerne ie ersten vorbereitenden Veränderungen. Die Fäden des Kerngerüstes werden icker und kürzer (Fig. 7 *A*), die Chromatinkörnchen größer; sie ordnen sich den Fäden zu deutlichen Querscheiben an. Nach dem Verschwinden der

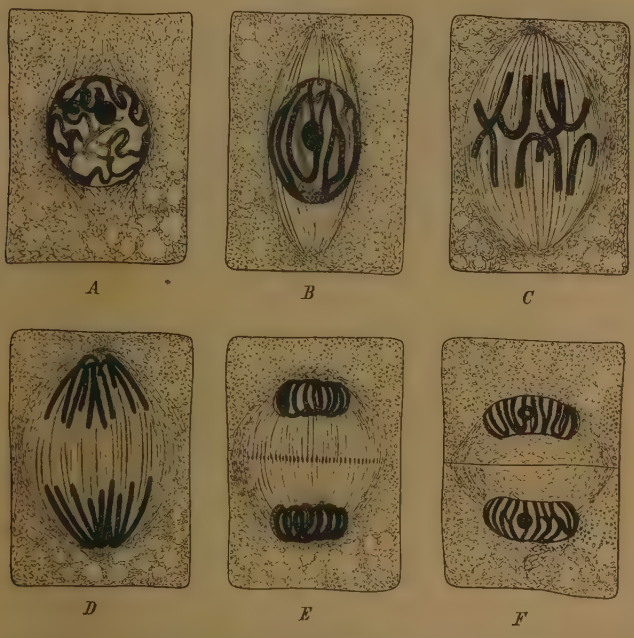


Fig. 7. Stadien der Kern- und Zellteilung in der Vegetationsspitze einer Wurzel von Allium Cepa; etwas schematisiert. Erklärung im Text.

nastomosen zerfällt das fädige Kerngerüst in eine bestimmte Anzahl von Stücken, e man als Kernsegmente oder Chromosomen bezeichnet (Fig. 7 *C*). Diese nd meist U- oder J-förmig gebogen und ordnen sich in einer bestimmten bene, der Äquatorialebene, zur sogenannten Kernplatte an, wobei sie die egungsstellen beiderseits der Äquatorialebene zukehren. Die schon früher vorreitete Längsspaltung der Chromosomen ist jetzt deutlich sichtbar geworden.

Schon vorher, während die Kernfäden sich verkürzen und in Stücke zerlen, wird die Kernwand von feinen Plasmafäden umsponnen (Fig. 7 *A*), die ch an den Polen der Kernteilungsfigur als Polkappen abheben; in ihrem Innern fferenzieren sich gleichfalls zarte Plasmafasern, die schließlich gegen die Pole konvergierende Büschel bilden (Fig. 7 *B*, *C*). Nach Auflösung des Kernkörper-

chens und der Kernwand verlängern sich die Fasern der Kappen und setzen sich beiderseits an die Chromosomen der Kernplatte an, oder treffen mit ihren Enden aufeinander, um dann kontinuierliche Fasern zu bilden, die von einem Pol zum andern reichen. Alle diese Plasmafäden werden als Spindelfasern bezeichnet; sie bilden zusammen die Kernspindel.

Wie oben erwähnt wurde, erfahren die Chromosomen der Kernplatte eine Längsspaltung, worauf die beiden Längshälften jedes Muttersegmentes in entgegengesetzter Richtung an den Spindelfasern entlang zu den Polen rücken (Fig. 7 *D*) und hier die ersten Anlagen der Tochterkerne bilden. Die freien Enden der Kernsegmente werden nun eingezogen, und durch Verschmelzung, Krümmung und Anastomosenbildung wird dann wieder ein typisches Kerngerüst hergestellt (Fig. 7 *E*). Auch eine Kernwand ist schon entstanden, und so ist die Bildung der beiden Tochterkerne vollendet. Die Nucleolen werden meist vor der Entstehung der Kernplatte aufgelöst, oder sie wandern zum Teil in das umgebende Plasma aus.

Der geschilderte Vorgang der Kernteilung wird als indirekte, mitotische Teilung oder als Karyokinese bezeichnet. Seine Kompliziertheit wird verständlich, wenn wir mit Roux u. a. annehmen, daß dabei eine möglichst gleichmäßige Zerteilung der Kernsubstanz, speziell der Substanz des Kerngerüstes, in zwei den Tochterkernen anheimfallende Hälften erzielt werden soll. Die Wichtigkeit einer solchen gleichmäßigen Verteilung ist aber einleuchtend, sobald wir im Zellkern beziehungsweise in seinem Gerüstwerk den Träger der Vererbungssubstanz, des Idioplasmas, erblicken. Die Längsspaltung der Chromosomen repräsentiert also den bedeutungsvollsten Einzelvorgang bei der mitotischen Kernteilung, denn durch sie wird die genaue Halbierung des Idioplasmas vorgenommen.

Die Rolle, die bei der Kernteilung den Spindelfasern zukommt, ist noch nicht endgültig aufgeklärt. Eine Anzahl von Forschern erblickt in ihnen kontraktile Fäden, die, sich zusammenziehend, die Chromosomenhälften aus der Kernplatte gegen die Pole der Kernspindel zu befördern. Strasburger bezeichnet demnach die an die Chromosomen sich ansetzenden Spindelfasern als »Zugfasern«, die direkt von Pol zu Pol verlaufenden Plasmafäden dagegen als »Stützfasern«, indem er annimmt, daß die zur wirksamen Kontraktion der Zugfasern nötigen Widerstände von den die Kernspindel gewissermaßen aussteifenden Stützfasern geliefert werden. Eine andere Reihe von Forschern erblickt dagegen in dem Auftreten der Spindelfasern bloß die Folge von chemisch-physikalischen Aktionen, die hauptsächlich von den in tierischen Zellen so sehr verbreiteten Zentralkörpern ausgehen. Die Spindelfasern wären etwa »magnetischen Kraftlinien« vergleichbar und würden für die Bewegung der Chromosomen höchstens die Bedeutung einer Art Leitbahn haben. Was an diesen Mutmaßungen richtig ist, muß die Zukunft lehren.

Nach der Ausbildung der beiden Tochterkerne bleiben die von Pol zu Pol verlaufenden Spindelfasern als sog. Verbindungsfäden erhalten, und überdies wird noch eine Anzahl neuer dazwischen eingeschaltet. Die ganze Teilungsfigur schwillt tonnenförmig an (Fig. 7 *E*) und reicht, falls die sich teilende Zelle plasmareich und eng genug ist, in der künftigen Teilungsebene bis an die Seitenwände der Zelle heran. Nun schwellen die Verbindungsfäden in der genannten Ebene zu stäbchenförmigen Verdickungen an, es wird die sog. Zellplatte gebildet (Fig. 7 *E*).

hre Elemente verschmelzen miteinander zu einer homogenen Plasmaplatte, einer Hautschicht, die sich spaltet und zwischen ihren beiden Hälften dann die neue Zellwand ausscheidet (Fig. 7 *F*). So wird die Mutterzelle simultan in zwei Tochterzellen geteilt. Wenn die Zelle mit einem größeren Saftraume versehen, d. h. so weit ist, daß sich die tonnenförmige Teilungsfigur nicht ringsum an die Seitenwände anzulegen vermag, so wird die neue Scheidewand sukzedan gebildet, indem die Teilungsfigur mit den Verbindungsfäden allmählich die ganze Zelle durchquert.

Sobald mit der Entstehung der neuen Zellwand die Teilung der Mutterzelle vollzogen ist, werden die Verbindungsfäden undeutlich und gehen schließlich ganz im Cytoplasma der beiden Tochterzellen auf.

Bei den Thallophyten läßt sich kein solch direktes Ineinandergreifen der Kern- und Zellteilungsvorgänge beobachten wie bei den höheren Pflanzen; die neuen Scheidewände entstehen nicht innerhalb eines Komplexes von Verbindungsfäden. Wenn die sich teilende Zelle einkernig ist, so teilt sich zunächst der Zellkern, und dann wird die neue Zellwand entweder simultan in einer vorgebildeten Plasmaplatte gebildet, oder sie entsteht sukzedan durch Ausbildung einer ringförmigen Wandleiste, die von der Mutterzellwand aus immer tiefer in das Zellumen vordringt und sich schließlich nach Durchschneidung des Plasmakörpers zu einer geschlossenen Zellwand ergänzt. Eine gewisse Beziehung zur Kernteilung und Kernlagerung ist hierbei allerdings nicht zu verkennen, indem die neue Scheidewand in gleicher Entfernung von den beiden Tochterkernen angelegt wird, und häufig Plasmastränge und -fäden von den beiden Kernen aus nach dem wachsenden Rande der ringförmigen Wandleiste verlaufen. Bei der Teilung vielkerniger Thallophytenzellen ist die Zellteilung von der Kernteilung nach den bisherigen Beobachtungen gänzlich unabhängig.

Ein von der typischen Zellteilung abgeleiteter Vorgang ist die simultane Freizellbildung bei der Entstehung des Endosperms im Embryosack der Angiospermen, die namentlich durch die Untersuchungen Strasburgers aufgeklärt worden ist. In rasch wachsenden weiten Embryosäcken treten im protoplasmatischen Wandbeleg zahlreiche, oft Tausende von Zellkernen auf, die zunächst durch sukzessive Zweiteilung aus einem einzigen Zellkern, dem sog. sekundären Embryosackkern (nach seiner eventuellen Verschmelzung mit einer generativen Zelle des Pollenschlauches), hervorgegangen sind. Bei diesen freien Kernteilungen werden aber jedesmal transitorische Zellplatten gebildet, was eben zur Annahme rechtfertigt, daß diese Kernteilungen ursprünglich in typischer Weise mit Zellteilungen kombiniert waren. Dafür spricht auch der Umstand, daß in kleinen, engen Embryosäcken die Endospermbildung durch typische Zellbildung zustande kommt. Erst wenn der Embryosack mit seinen zahlreichen wandständigen Zellkernen zu wachsen aufhört, bilden sich zwischen den letzteren allseits Verbindungsfäden aus, in denen nun wieder Zellplatten auftreten (Fig. 8). Diesmal wandeln sich aber diese in wirkliche Zellwände um, die nun als von der Wand des Embryosackes nach innen vorspringendes Zellwandgewebe bilden. Die anfänglich noch offenen Endospermzellen werden schließlich auch von dem flüssigen Inhalte des Embryosackes durch Zellulosewände abgeschlossen und vermehren sich fortan in gewöhnlicher Weise durch Teilung. So kommt das den Embryo einhüllende Endospermgewebe zustande.

Die neuen Scheidewände, die bei den Zellteilungen gebildet werden, sind zunächst dünne, einfache Membranlamellen von homogener Beschaffenheit. In diesem Entwickelungsstadium zeigen sie demnach mehr den Charakter von trennenden Wandungen zwischen den einzelnen Plasmakörpern, und erst später erweisen sie sich als Zellbestandteile, welche den Elementarorganen als solchen angehören. An etwas älteren Scheidewänden läßt sich nämlich beobachten, daß sie aus mindestens drei Lamellen bestehen. In der Mitte befindet sich die sog. Mittellamelle, der beiderseits die den betreffenden Nachbarzellen angehörigen und von diesen gebildeten Zellhautschichten angelagert sind. Die Mittellamelle stellt also eine Trennungswand vor, die zwischen den Zellhäuten der beiderseitigen Nachbarzellen auftritt. Als solche ist sie früher auch als Interzellularsubstanz bezeichnet worden. Die Mittellamelle ist in manchen Fällen nichts anderes als die chemisch veränderte primäre Scheidewand. Gewöhnlich wird sie aber noch durch die primären Verdickungsschichten ergänzt. In chemischer Hinsicht zeigt sie stets ein von den sekundären und tertiären Zellwandschichten abweichendes Verhalten. In weichen Geweben besteht sie nach Mangin aus einem mit Kalk verbundenen Pektinstoffe, der in reifen Früchten oft von selbst verquillt, so daß sich die Zellen voneinander trennen. Zuweilen tritt die Verquellung der Mittellamellen beim Kochen in Wasser ein. In verholzten und verkorkten Geweben sind sie mehr oder minder verholzt und durch ihre Unlöslichkeit in Schwefelsäure ausgezeichnet.

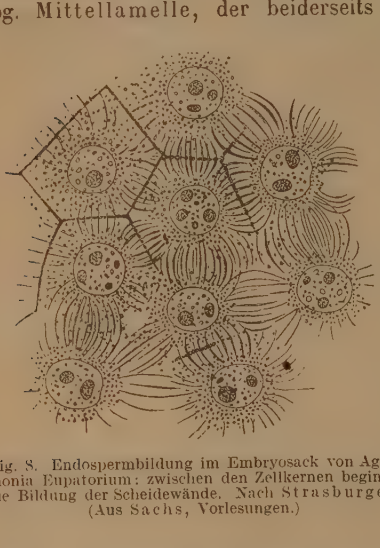


Fig. 8. Endospermbildung im Embryosack von Agrimonia Eupatorium; zwischen den Zellkernen beginnt die Bildung der Scheidewände. Nach Strasburger. (Aus Sachs, Vorlesungen.)

Der Gewebebildung durch wiederholte Zweiteilung der Zellen steht als anderes Extrem die Gewebebildung durch Verwachsung ursprünglich vereinzelter Zellen zu einem Ganzen gegenüber. Diese Entstehungsart eines Gewebes beschränkt sich aber auf eine verhältnismäßig geringe Anzahl von Fällen. Als ein bekanntes Beispiel sei hier die Entstehung der Zellscheiben von Pediastrum erwähnt. In einzelnen Zellen der Mutterscheibe teilt sich der Protoplast in eine Anzahl von Schwärmsporen, welche in einem von der innersten Wandschicht der Mutterzelle gebildeten dünnen Sacke durch eine Spalte der Zellhaut austreten. Die Schwärmsporen zeigen anfangs eine lebhaft wimmelnde Bewegung, dann ordnen sie sich, zur Ruhe kommend, in eine Fläche an und verwachsen schließlich, indem sie sich mit Zellmembranen umkleiden, zu einer kleinen Tochterscheibe. Daß man die Scheibe von Pediastrum als ein Cönobium, als eine Kolonie einzelliger Individuen betrachtet, ändert nichts an der Tatsache, daß sich diese in festem Gewebeverbande befinden. Die

Pediastrumscheibe ist ein Individuum höherer Ordnung und stellt als solches ein Gewebe vor.

Die beiden geschilderten Entstehungsarten der Gewebe — durch wiederholte Zellteilung und durch Verwachsung ursprünglich isolierter Zellen zu einem Ganzen — sind durch mancherlei Übergänge miteinander verknüpft; es sollen nun in nachstehendem einige der wichtigsten dieser Mittelstufen kurz besprochen werden.

Wenn Zellfäden, die durch Zellteilung entstanden sind, sich parallel nebeneinander legen oder dicht verflechten und verfilzen, so wird ein Gewebe zustande kommen, das um so auffälliger dem durch bloße Zellteilung entstandenen Gewebe gleichen wird, je inniger die Verbindung zwischen den dichtgedrängten Zellfäden sich gestaltet. Kommt es zu vollständiger Verwachsung, so läßt sich das derart gebildete Gewebe in vielen Fällen von dem durch bloße Zellteilung entstandenen gar nicht mehr unterscheiden. Als ein hierher gehöriges Beispiel erwähne ich zunächst die Phäosporeengattung Cutleria, deren flach ausgebreiteter, mehrschichtiger Thallus am Rand in einzelne schmale Abschnitte aufgelöst ist. Betrachten wir eine einzelne Zellschicht des Thallus für sich, so bestehen die erwähnten Abschnitte aus isolierten Zellfäden mit interkalaren Vegetationspunkten und unterhalb dieser gelegenen Seitenästen. Weiter rückwärts erfolgt dann eine vollständige Verwachsung der einander berührenden Zellfäden, so daß im ausgebildeten Zustande des Thallusgewebes seine eigentümliche Entwickelungsgeschichte nicht mehr erkennbar ist. — Auch bei verschiedenen anderen Algen geht die Gewebebildung nach dem gleichen oder einem ähnlichen Schema vor sich; so bei den Phäosporeengattungen Desmarestia, Stilophora usw.; ferner bei den zu den Florideen gehörigen Ceramiaceen, wo die Berindung der Mutterachsen durch Verschmelzung der ihnen dicht angeschmiegten Seitenäste zustande kommt. Auch die Berindung der Internodien von Chara wäre hier zu erwähnen.

Um aber wieder zur Gewebebildung durch Verschmelzung und Verwachsung bloßer Zellfäden zurückzukommen, so ist hier namentlich noch auf die Gewebe der höheren Pilze hinzuweisen. Diese bestehen ausnahmslos aus dünnen, oft vielfach verzweigten Zellfäden, welche man Hyphen nennt, und die man gegenüber den einzelnen Zellen als histologische Formbestandteile höheren Grades auffassen kann. Die Art und Weise, wie die Pilzhyphen zu Geweben zusammentreten, ist eine sehr verschiedene. Durch dichte Verfilzung kommen hautartige, durch parallele Nebeneinanderlagerung strangförmige Komplexe zustande, und in anderen Fällen ist wieder die Ähnlichkeit mit den sog. parenchymatischen Geweben der höheren Pflanzen sehr auffällig.

Man pflegt vielfach diejenigen Gewebe, welche ausschließlich der typischen Zellteilung ihre Entstehung verdanken, als »echte Gewebe« den durch Verschmelzung und Verwachsung von einzelnen Zellen, Zellfäden oder Zellkörpern entstandenen »unechten Geweben« gegenüberzustellen und im letzteren Falle von einer scheinbaren Gewebebildung, von Pseudoparenchym usw. zu sprechen. Vom entwickelungsgeschichtlichen Standpunkt aus ist diese Unterscheidung natürlich durchaus berechtigt. Für die anatomisch-physiologische Auffassung verliert sie aus dem Grund ihre Bedeutung, weil die Entstehungsweise eines Gewebes mit seiner Leistung nichts zu tun hat. Für das Leben der Pflanze

kommt vor allem das ausgebildete funktionierende Gewebe in Betracht, und nicht seine Entwickelungsgeschichte.

B. Die physiologischen Leistungen der Gewebe.

Unter der Hauptfunktion eines Gewebes verstehen wir jene physiologische Leistung desselben, die mit den wichtigsten und auffälligsten anatomischen Charakteren dieses Gewebes im Zusammenhange steht. Zu diesen anatomischen Charakteren gehört ebensowohl der histologische Bau seiner Elementarorgane wie die topographische Lagerung des ganzen Gewebes in den verschiedenen Organen der Pflanze.

Die Hauptfunktion eines Gewebes oder Gewebesystems setzt sich häufig aus einzelnen Teilfunktionen zusammen. Die Hauptfunktion der Epidermis z. B. besteht in dem Schutze, den dieses Gewebe der Pflanze gegen verschiedene nachteilige Einflüsse der Außenwelt gewährt. In dem Schutze gegen zu starke Transpiration, gegen mechanische Beschädigungen, gegen zu starke Insolation, gegen nächtliche Wärmestrahlung usw. bestehen dann die einzelnen Teilfunktionen, welche als solche auch im anatomischen Bau der Epidermis zum Ausdruck gelangen. Jede einzelne Epidermiszelle läßt zuweilen alle, stets aber wenigstens mehrere dieser Teilfunktionen histologisch erkennen[26]). In anderen Fällen können die einzelnen Teilfunktionen verschiedenen Gewebearten des ganzen Gewebesystems, welches die Hauptfunktion zu erfüllen hat, übertragen sein. Die Hauptfunktion des Leitungssystems z. B. besteht in der Stoffleitung im allgemeinen. Seine Teilfunktionen, die Leitung des Wassers, der Kohlehydrate, der Eiweißsubstanzen, sind besonderen Gewebearten des Leitungssystems zugewiesen. Von der Mannigfaltigkeit der Teilfunktionen hängt die Mannigfaltigkeit im histologischen Bau des betreffenden Gewebes oder Gewebesystems in erster Linie ab.

Wenn über die Hauptfunktionen eines Gewebes und ihre anatomischen Kriterien nur selten ein weitgehender Meinungszwiespalt sich ergeben wird, so gilt das gleiche nicht auch für die Abgrenzung der Nebenfunktionen und ihrer anatomischen Charaktere. Was zunächst die bloße Existenz solcher Nebenfunktionen betrifft, so kann sie nur selten in Abrede gestellt werden. Selbst bei den höchstentwickelten Pflanzen mit der weitestgehenden Differenzierung des inneren Baues wird niemand behaupten, daß außer der Hauptfunktion dem betreffenden Gewebe keine andere Nebenaufgabe gestellt werden könnte. Denn einesteils ist, so wie im sozialen Leben der Völker, eine extrem durchgeführte Arbeitsteilung auch im pflanzlichen Organismus mit mannigfachen Übelständen verbunden, und anderenteils führt selbst die vollkommenste Anpassung eines Gewebes an eine bestimmte physiologische Funktion fast niemals so weit, daß dieses Gewebe zu jeder anderen Funktion vollständig untauglich würde. Man darf sich daher nicht verwundern, wenn eine bestimmte Gewebeart nach Maßgabe ihrer größeren oder geringeren Eignung auch die eine oder andere oder selbst mehrere Nebenfunktionen übernimmt; wenn z. B. die mechanischen Zellen als Kollenchymzellen auch assimilierende Chlorophyllkörner enthalten oder als Bastzellen in ihrem Lumen Stärke speichern.

Die anatomischen Merkmale der Nebenfunktionen lassen die anatomischen

Hauptcharaktere häufig ganz unberührt; die Bastzellen z. B. sind nicht weniger langgestreckt und spindelförmig, ihre Wandungen nicht weniger verdickt, wenn sich in ihnen auch aufgespeicherte Stärkekörner befinden. In anderen Fällen wieder beeinflußt zwar die Nebenfunktion die anatomischen Hauptcharaktere, allein dieser Einfluß überschreitet nicht bestimmte, enggezogene Grenzen. Ein Beispiel wird dies am besten verdeutlichen. Die spezifischen Assimilationszellen sind von schlauchförmiger Gestalt und treten als sogenannte Palisadenzellen gewöhnlich unter der Epidermis der Blattoberseite auf; ihre Wandungen sind durchaus zart und dünn: der anatomische Ausdruck des regen Stoffverkehrs dieser Zellen mit den Nachbargeweben. Bei einigen Farnkräutern, z. B. bei Didymochlaena sinuosa, fehlt aber der Blattoberseite die Epidermis in anatomisch-physiologischem Sinne. Das bei anderen Pflanzen subepidermale Palisadengewebe ist hier oberflächlich gelegen und grenzt das Organ nach außen ab. Abgesehen von seiner Hauptfunktion als Assimilationsgewebe hat es hier demnach auch eine Nebenfunktion als Hautgewebe zu leisten, und demgemäß sind seine Außenwandungen etwas verdickt und mit einer Cuticula versehen. Auf diese Weise wird also durch die erwähnte Nebenfunktion ein anatomisches Hauptmerkmal der Palisadenzellen, die Zartwandigkeit, teilweise modifiziert, ohne daß die Hauptfunktion dadurch beeinträchtigt würde.

Für jedes einzelne Gewebe sind nach dem Vorausgegangenen die Prinzipien seines histologischen Baues und seiner Anordnung durch die ihm zugeteilte physiologische Funktion gegeben. Es ist begreiflich, daß bei der Schilderung dieser Prinzipien der Bau und die Anordnung der Gewebe am zweckmäßigsten eine gemeinschaftliche Besprechung erfahren, weil eben der histologische Bau und die topographische Lagerung in der Einheit der Funktion auch eine gemeinschaftliche Grundlage besitzen. Obgleich es nun Aufgabe der nachfolgenden Abschnitte ist, die Bau- und Anordnungsprinzipien der einzelnen Gewebe und Gewebesysteme eingehend zu erörtern, so sollen doch schon an dieser Stelle die vier allgemeinsten dieser Prinzipien, die den Gesamtbau der Pflanze beherrschen oder wenigstens für mehrere Gewebesysteme maßgebend sind, eine kurze Besprechung erfahren.

An erster Stelle ist hier das schon mehrmals erwähnte Prinzip der Arbeitsteilung zu nennen. Seine Durchführung ist das wichtigste Mittel, das dem pflanzlichen und tierischen Organismus zu Gebote steht, um die notwendige Vollkommenheit und Sicherheit seiner physiologischen Funktionen zu erzielen. Indem jede wichtige physiologische Leistung einem eigens dazu bestimmten Organ oder Gewebe übertragen wird, kann sich die weitestgehende Übereinstimmung zwischen dem morphologischen Aufbau dieser einzelnen Apparate und den ihnen zugeteilten physiologischen Leistungen ausbilden. So gibt also die Arbeitsteilung den Anlaß zur morphologischen Differenzierung, welche die Organe und Gewebe der Pflanzen in bald höherem, bald geringerem Maße aufweisen. Je entschiedener und vielseitiger das Prinzip der Arbeitsteilung durchgeführt wird, auf einer desto höheren Stufe der Entwickelung und Organisation steht die betreffende Pflanze.

Von gleichfalls sehr allgemeiner Bedeutung ist das Prinzip der Festigung, welchem fast alle Organe und Gewebe der höher entwickelten Pflanzen unterworfen sind. Es ist einleuchtend, daß eine gewisse Festigkeit nicht nur

für den Gesamtbau der Pflanze unerläßlich ist, sondern auch eine Voraussetzung für die ungestörte, zweckdienliche Funktion ihrer einzelnen Gewebe und Apparate bildet, ähnlich wie in einem Wohngebäude außer den Grundmauern und dem Dachstuhl auch die einzelnen Einrichtungsgegenstände den mannigfachsten Festigkeitsansprüchen genügen müssen. Jede vollkommenere Pflanze weist daher neben ihrem mechanischen Gewebesysteme, das ihr Skelett vorstellt, noch zahlreiche andere Festigkeitseinrichtungen auf, die oftmals nur von ganz lokaler Bedeutung sind. Namentlich sind es die Gewebe des Hautsystems, des Assimilations- und des Leitungssystems, welche die Herrschaft des mechanischen Prinzipes in zahlreichen Einzelheiten ihres histologischen Baues deutlich erkennen lassen.

Für den Haushalt der Pflanze von großer Wichtigkeit ist das Prinzip der Materialersparung. Der Kampf ums Dasein zwingt die Pflanze, mit dem geringsten Materialaufwande womöglich den größten Effekt zu erzielen, und so ist durch dieses ökonomische Prinzip, wie man es nennen kann, für den histologischen Bau und die Anordnung der Gewebe eine bestimmte Richtschnur gegeben. Namentlich wird durch eine zweckentsprechende Anordnung des jeweiligen Gewebes sehr häufig Baumaterial erspart. Dies gilt z. B. in sehr ausgesprochener Weise für das Skelettsystem der Pflanze, dessen Anordnung nach den Prinzipien der Mechanik in erster Linie eine Konzession an das Prinzip der Materialersparung ist.

Eine sehr häufige Anwendung findet endlich auch das Prinzip der Oberflächenvergrößerung. Es kann sich dabei um sehr verschiedene Zwecke handeln. Eine Flächenvergrößerung der Scheidewand, die zwei Nachbarzellen voneinander trennt, wird zweifellos den mechanischen Zusammenhalt dieser beiden Zellen erhöhen; so erklärt sich z. B. die so häufige »Verzahnung« der Epidermiszellen. In den ernährungsphysiologischen Geweben erleichtert hinwieder die Flächenvergrößerung der Scheidewände den diosmotischen Stoffverkehr zwischen den Zellen. Wo es sich um Stoffabsorption handelt, da ist natürlich gleichfalls eine größtmögliche Oberfläche am Platze. Der Bau des Absorptionsgewebes der Wurzeln mit seinen Wurzelhaaren, der Saugorgane parasitischer Gewächse wird hauptsächlich von diesem Gesichtspunkt aus verständlich. Auch im Assimilationsgewebe kommt das Prinzip der Oberflächenvergrößerung zur Geltung; es bewirkt die Einschaltung von Zellwänden und Membranfalten zum Zwecke der Raumgewinnung für die wandständigen Chlorophyllkörner.

Selbstverständlich darf keines der hier mitgeteilten Bauprinzipien, die man insgesamt auf das allgemeine Prinzip des größten Nutzeffektes zurückführen kann, die Bedeutung eines »Naturgesetzes« beanspruchen. Es gibt mancherlei anatomische Vorkommnisse, welche mit Hinsicht auf die Herrschaft dieser Prinzipien als Ausnahmefälle zu betrachten sind. So kommt z. B. hin und wieder das Prinzip der Arbeitsteilung mit dem der Materialersparung in Konflikt, ganz abgesehen von den sonstigen Nachteilen, die im Gefolge einer extrem durchgeführten Arbeitsteilung auftreten können. Es kommt sogar vor, daß Funktionen, die bereits verschiedenen Gewebearten zugeteilt waren, in einem späteren Stadium der ontogenetischen Entwickelung wieder zusammengelegt und einer einzigen Gewebeform übertragen werden. So finden wir z. B.

im Stamm von Dracaena und anderen baumartigen Liliifloren vor Beginn des sekundären Dickenwachstums spezifisch mechanische Fasern und typische Wasserleitungsröhren vor, während in den durch das sekundäre Dickenwachstum erzeugten Gefäßbündeln ein und dieselbe Gewebeart sowohl die Funktion der Festigung wie jene der Wasserleitung versieht. — Ein anderes Mal wird das Prinzip der Materialersparnis umgangen; man denke nur an die Befruchtungsvorgänge im Pflanzenreich mit der damit verbundenen Verschwendung von Spermatozoiden und Pollenkörnern. Auch das mechanische Prinzip erleidet bisweilen Einschränkungen. Jedem Besucher der Tropen fällt es auf, daß die kolossalen Blattspreiten der Musa paradisiaca vom Wind und Regen allmählich in lauter Querstreifen zerschlitzt werden, die nur der mächtige, starke Mittelnerv zusammenhält. Die anatomische Untersuchung der Blattränder dieser Pflanze erklärt diese auffallende Erscheinung durch den vollständigen Mangel jedes mechanischen Schutzmittels gegen das Einreißen, während doch bei den Laubblättern der meisten übrigen Pflanzen solche Schutzeinrichtungen in mannigfachster Ausbildung vorkommen. Derlei Ausnahmefälle brauchen aber dem allgemeinen Prinzip des größten Nutzeffektes durchaus nicht zu widersprechen. Sie sind im Gegenteile fast immer mit einem bestimmten Vorteile verbunden, der den aus der Ausnahmestellung erwachsenden Nachteil wiederum aufhebt. Die obenerwähnten zerrissenen Musablätter sind ein lehrreiches Beispiel dafür. Die einzelnen Querstreifen der Blattspreite, deren Wundränder rasch vernarben, hängen nun schlaff herunter und sind in dieser Stellung dem weiteren Anprall der heftigsten Regengüsse sowie den versengenden Strahlen der hochstehenden Tropensonne entzogen[27]).

Wir gehen nunmehr auf die Wechselbeziehungen über, die sich zwischen den verschiedenartigen Geweben eines Organes oder einer Pflanze auf Grund ihrer Funktion mit Notwendigkeit ergeben. Diese Erscheinungen der Korrelation der Gewebe sind natürlich von großer Mannigfaltigkeit und bereiten einer befriedigenden Erklärung oftmals beträchtliche Schwierigkeiten.

Im Laufe der phylogenetischen Entwickelung sind jene Wechselbeziehungen der Gewebe, die eine gegenseitige Förderung ihrer Funktionen zur Folge hatten, allmählich fixiert worden; die Gewebe haben sich derart gegenseitig angepaßt und zu harmonischem Zusammenwirken vereinigt[28]). So steht z. B. der Bau und die Anordnung des Assimilationssystems der Laubblätter in innigster Wechselbeziehung zum Verlauf der Gefäßbündel, welche das Wasser und die darin gelösten Nährsalze zuführen und die Assimilationsprodukte ableiten. Die Wassergewebe zeigen verschiedene Lagerungsbeziehungen zum Assimilationssystem, dem das in jenen aufgespeicherte Wasser in erster Linie zugute kommt, usw. Noch auffallender sind jene Beziehungen verschiedener Gewebe und lokaler Apparate zueinander, die auf einer direkten Beeinflussung des einen seitens des anderen beruhen. So beginnen z. B. bei verschiedenen Pflanzen die Hydathoden erst dann selbständig Wasser auszuscheiden, wenn der hydrostatische Druck in den mit Wasser überfüllten Wasserleitungsröhren eine bestimmte Höhe erreicht hat, und die Gefahr einer Injektion der Durchlüftungsräume mit Wasser eintritt. Bei der insektenfressenden Dionaea muscipula tritt das Bewegungsgewebe der Mittelrippe des oberen Blattabschnittes erst dann in Aktion, die beiden Hälften des letzteren klappen erst dann zusammen, wenn eine von den sechs Fühlborsten auf der Oberseite des Blattes durch Stoß oder Berührung mechanisch gereizt

worden ist. Diese direkte Beeinflussung, an welche die Auslösung einer bestimmten Funktion zuweilen geknüpft ist, geschieht in Form eines Reizes, wobei der bestimmte Zustand des einen Gewebes oder Organes, welcher die Reizursache für ein anderes Gewebe oder Organ bildet, selbst wieder die Wirkung eines äußeren Reizes sein kann; ein Beispiel dafür liefert das eben erwähnte Dionaeablatt. In allen Fällen setzt eine solche direkte Beeinflussung eine Reizübertragung voraus, die selbst wieder auf verschiedene Weise erfolgen kann.

Nicht immer beruht aber die Korrelation der Gewebe auf einer zweckmäßigen Beeinflussung oder gegenseitigen Förderung ihrer physiologischen Funktionen. Ganz abgesehen von pathologischen Erscheinungen sind hin und wieder auch in ganz normalem Zustande der Pflanze Kollisionen zwischen den einzelnen Gewebearten unvermeidlich, wobei es sich hauptsächlich um einen Kampf um den Raum und um Baustoffe bzw. Wachstumsmaterial handelt. Natürlich hängt es dann von den verschiedensten Umständen ab, welches Gewebe den anderen gegenüber die Oberhand behält. So kommt nicht selten in biegungsfesten Organen das mechanische Gewebe mit dem Assimilationssystem in Konflikt, weil nämlich beiden Systemen von den sie beherrschenden Anordnungsprinzipien eine möglichst periphere Lage angewiesen wird. In den Halmen verschiedener Gräser wird nun der Ausgang dieses Konfliktes, wie Schwendener gezeigt hat, durch die Intensität der Beleuchtung entschieden. In den scheidenlosen Halmabschnitten, wo die stärkere Durchleuchtung den Assimilationsprozeß fördert, behält das assimilierende Chlorophyllgewebe die Oberhand und drängt das mechanische Gewebe von der Peripherie zurück. In den von den Blattscheiden bedeckten Halmstücken dagegen ist das Assimilationsgewebe der schwächeren Durchleuchtung halber im Nachteil und muß dem mechanischen Gewebe Platz machen.

Zum Schlusse möge hier noch die Abhängigkeit der pflanzlichen Gewebe, hinsichtlich ihrer Funktion und Ausbildung, von äußeren Einflüssen in Kürze erörtert werden.

In der erblich fixierten morphologischen Ausbildung und physiologischen Leistung eines Gewebes spricht sich stets die Anpassung an die allgemeinen Existenzbedingungen und an die besonderen Verhältnisse des Standortes und Klimas aus. Wenn nun die qualitative und quantitative Ausbildung der einzelnen Gewebearten und lokalen Apparate einer Pflanze ganz genau und unabänderlich fixiert wäre, wenn demzufolge auch die physiologischen Funktionen hinsichtlich ihrer Intensität und ihres Umfanges in jedem einzelnen Individuum genau in der gleichen Weise verlaufen würden, so wären die einzelnen Individuen jeder Spezies oft in größter Gefahr, zugrunde zu gehen oder mindestens ein sehr kümmerliches Dasein zu fristen, da die äußeren Existenzbedingungen, die klimatischen und Standortsverhältnisse, auch innerhalb des Verbreitungsgebietes der betreffenden Spezies beträchtlichen Schwankungen unterworfen sind. Die erblich fixierten Anpassungen der Arten müssen demnach eine gewisse Anpassungsbreite aufweisen; sie dürfen nichts absolut Starres sein, sondern müssen, um einen von Nägeli gebrauchten Vergleich heranzuziehen, eine gewisse Elastizität besitzen, die es dem einzelnen Individuum möglich macht, sich den äußeren Bedingungen, die es auf seinem besonderen Standorte vorfindet, direkt anzupassen. Ohne solche selbstregulatorische Vorgänge wäre kein Organismus dauernd lebensfähig. Wenn alternde Spezies nach und nach aussterben, so scheint dies wie beim

einzelnen Individuum in erster Linie darauf zu beruhen, daß die Elastizitätsgrenzen der einzelnen Anpassungen immer enger gezogen werden, daß die Fähigkeit zur Selbstregulation der Lebensprozesse immer mehr abnimmt.

In bezug auf die verschiedenen Gewebearten der Pflanze spricht sich das Gesagte in der Tatsache aus, daß ihre qualitative und quantitative Ausbildung innerhalb gewisser Grenzen vielfach von den jeweiligen äußeren Einflüssen abhängig ist, die auf sie einwirken. Die größere oder geringere Luftfeuchtigkeit beeinflußt z. B. in zweckmäßiger Weise die Ausbildung der Epidermiszellwände und des Durchlüftungssystems. Eine größere mechanische Inanspruchnahme steigert die Ausbildung der Skelettgewebe. Ein Einblick in die kausale Verkettung zwischen solchen äußeren Einflüssen und der modifizierten Ausgestaltung der betreffenden Gewebe ist bei dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse ganz unmöglich. Wir müssen uns begnügen, die Kompliziertheit dieser Kausalbeziehungen dadurch zu kennzeichnen, daß wir von äußeren Reizen sprechen, welche die Ausbildung der Gewebe häufig in einer für die Pflanze vorteilhaften Weise beeinflussen.

C. Die anatomisch-physiologische Einteilung der Gewebe.

Wenn man von irgendeinem »Gewebe« spricht, so meint man damit gewöhnlich eine ganz bestimmte Gewebeform oder Gewebeart und versteht unter dieser Bezeichnung im weitesten Sinn eine Verbindung der Zellen, die ein oder mehrere bestimmte Merkmale gemeinsam haben. Diese Merkmale können morphologischer, topographischer, entwickelungsgeschichtlicher oder physiologischer Natur sein. Es hängt nun lediglich von der betreffenden Forschungsrichtung ab, welche Kategorie von Merkmalen zur Abgrenzung und Einteilung der verschiedenen Gewebearten herangezogen wird.

Die physiologische Anatomie wird die pflanzlichen Gewebe konsequenterweise nur nach anatomisch-physiologischen Merkmalen abgrenzen und gruppieren. Sie geht dabei von der Voraussetzung aus, daß die Differenzierung des Pflanzenkörpers in verschiedene Gewebearten vor allem eine Folge des Prinzips der Arbeitsteilung ist, daß mithin die charakteristischen Merkmale der Gewebe mit ihren physiologischen Funktionen im engsten Zusammenhange stehen müssen. Jede physiologische Funktion setzt einen bestimmten anatomischen Bau voraus, der sich mit ihr in Übereinstimmung befindet. Demnach kann jedes morphologische Merkmal eines Gewebes, von dem die angeführte Übereinstimmung nachgewiesen wird, als ein anatomisch-physiologisches Merkmal bezeichnet werden. Es ist nach alledem einleuchtend, daß die Einteilung und Abgrenzung der verschiedenen Gewebearten nach anatomisch-physiologischen Kennzeichen unter allen Einteilungsweisen die natürlichste ist und auf breitester Grundlage ruht, weil sie den Pflanzenkörper nicht nur formell als einen mehr oder minder kompliziert gestalteten Aufbau aus einzelnen Formelementen betrachtet, sondern zugleich auch als einen lebenden Organismus, der sich aus Elementarorganen zusammensetzt und behufs seiner Selbsterhaltung eine Reihe von physiologischen Leistungen ausführt[29]). — Damit ist übrigens nicht gesagt, daß neben der anatomisch-physiologischen nicht auch andere Einteilungsweisen der pflanzlichen Gewebearten und Gewebesysteme

berechtigt wären. Nur müssen sie von einem einheitlichen Gesichtspunkt aus konsequent durchgeführt sein. Jene Einteilungsweisen dagegen, die rein didaktischer Zwecke halber nur eine möglichst leichte und bequeme Übersicht über die verschiedenen Gewebearten bieten wollen, können, so verdienstvoll sie sonst sein mögen, eine wissenschaftliche Bedeutung nicht beanspruchen.

Die physiologische Pflanzenanatomie nimmt bei der Abgrenzung und Einteilung der Gewebearten auf ihre entwickelungsgeschichtliche und phylogenetische Herkunft keine Rücksicht. Die Homologie der Gewebe ist für sie gleichgültig, sie hat sich bloß um die Analogien zu kümmern. Ein und dasselbe anatomisch-physiologische Gewebesystem kann ontogenetisch wie phylogenetisch sehr verschiedener Herkunft sein, wie z. B. das mechanische System; es bildet aber trotzdem von unserem Gesichtspunkt aus eine geschlossene Einheit, die in der Identität der Funktion begründet ist. Andererseits kann ontogenetisch und phylogenetisch Zusammengehöriges durch die anatomisch-physiologische Betrachtungsweise sehr verschiedenen Gewebesystemen zugeteilt werden. Im entwickelungsgeschichtlichen Sinne gehören z. B. die epidermalen Bastbündel verschiedener Cyperaceen, die Spaltöffnungen, die epidermalen Wasserdrüsen, die Wurzelhaare usw. sämtlich zur Epidermis, während sie in diesem Buche konsequenterweise in ganz verschiedenen Abschnitten zu besprechen sind.

Bevor ich nun, von den dargelegten Gesichtspunkten ausgehend, eine übersichtliche Gruppierung der verschiedenen Gewebearten und lokalen Einrichtungen vornehme, soll hier noch in Kürze mitgeteilt werden, daß ich hier und in den nachfolgenden Abschnitten unter einem »anatomisch-physiologischen Systeme« die Gesamtheit der einer bestimmten physiologischen Aufgabe dienenden Gewebe und lokalen Apparate des Pflanzenkörpers verstehe. Je nach der Kompliziertheit dieser Aufgabe, nach der Anzahl der Teilfunktionen, beteiligt sich eine bald größere bald geringere Anzahl von Gewebearten und lokalen Einrichtungen an dem Aufbau des ganzen Systemes. In der Mehrzahl der Fälle sind die einzelnen anatomisch-physiologischen Systeme zugleich Gewebesysteme, d. h. an ihrer Zusammensetzung beteiligen sich in erster Linie verschiedene Gewebe. Daß aber ein anatomisch-physiologisches System nicht immer auch ein Gewebesystem sein muß, dies lehrt uns z. B. das Durchlüftungssystem, welches der Hauptsache nach aus lufterfüllten Interzellularräumen besteht. Auch das System der Sekret- und Exkretbehälter dürfte man höchstens im übertragenen Sinne als ein Gewebesystem gelten lassen.

Übersicht der anatomisch-physiologischen Systeme.

I. Die Bildungsgewebe (Urmeristem, primäre und sekundäre Meristeme).
II. Das Hautsystem (Epidermis, Kork, Borke).
III. Das mechanische System (Bast, Libriform, Kollenchym, Sklerenchym).
IV. Das Absorptionssystem (Absorptionsgewebe der Bodenwurzeln mit den Wurzelhaaren, Rhizoiden, Velamen der Luftwurzeln, wasserabsorbierende Trichome an Laubblättern, Absorptionsgewebe der Haustorien an Keimpflanzen und Parasiten).
V. Das Assimilationssystem (Chlorophyllparenchym, Palisaden- und Schwammgewebe).

VI. Das Leitungssystem (Leitparenchym [Rinden-, Holz- und Markparenchym, Markstrahlen, Parenchymscheiden]; Gefäßbündel [Hadrom, Leptom]; Milchröhren).

VII. Das Speichersystem (Wassergewebe, Speichergewebe der Samen, Früchte, Knollen und Zwiebeln).

VIII. Das Durchlüftungssystem (luftführende Interzellularräume mit ihren Ausgangsöffnungen, den Pneumathoden [Spaltöffnungen, Lenticellen usw.]).

IX. Die Sekretionsorgane und Exkretbehälter (Hydathoden, Verdauungsdrüsen, Nektarien, Schleim-, Harz- und Öldrüsen; Schleim-, Öl-, Harz- und Gummigänge; Kristallschläuche usw.).

X. Die Bewegungsgewebe (Flughaare und Fluggewebe, Schwimmgewebe, hygroskopische und lebende Bewegungsgewebe).

XI. Die Sinnesorgane (Fühltüpfel, Fühlpapillen, Fühlhaare, Fühlborsten, die Statolithenapparate [Stärkescheide, Columella der Wurzelhaube], lichtperzipierende Organe, Ocellen).

XII. Die reizleitenden Strukturen und Gewebe (die Plasmaverbindungen, das reizleitende Röhrensystem von Mimosa pudica).

An die Spitze dieser Übersicht sind die Bildungsgewebe gestellt, welche einerseits die embryonalen Stadien der Dauergewebe, andererseits aber auch ein Gewebesystem von bestimmter physiologischer Funktion vorstellen, indem sie das Zellenmaterial für den Aufbau der Dauergewebe liefern.

Das Hautsystem und das mechanische System können ihren Aufgaben zufolge als die Systeme des Schutzes bezeichnet werden. Die folgenden sechs Systeme, das Absorptionssystem, Assimilationssystem, Leitungssystem, Speichersystem, Durchlüftungssystem sowie die Sekretionsorgane und Exkretbehälter, dienen insgesamt dem Stoffwechsel im weitesten Sinne des Wortes. Die letzten drei Systeme endlich, die Bewegungsgewebe, Sinnesorgane und die reizleitenden Strukturen und Gewebe, sind für Leistungen bestimmt, die man früher ausschließlich oder fast ausschließlich dem tierischen Organismus zugeschrieben hat. Heutzutage wissen wir aber, daß die auf diesen Leistungen basierenden Unterschiede zwischen Tier- und Pflanzenreich nicht existieren oder wenigstens nicht von allgemeiner Gültigkeit sind.

Der anatomische und histologische Bau der Fortpflanzungsorgane wird aus Zweckmäßigkeitsgründen gewöhnlich in den Lehr- und Handbüchern der speziellen Morphologie und Systematik abgehandelt. Dem Plane dieses Buches entsprechend kann auf sie darin nicht eingegangen werden. Nur jene Einrichtungen im anatomischen Bau der Fortpflanzungsorgane, speziell der Blüte und Frucht, sind zu berücksichtigen, die auch im anatomischen Bau der Vegetationsorgane ihre Analoga finden. Auf Blüte und Frucht wird also in diesem Buche nur dann hingewiesen werden, wenn sich an ihnen Beobachtungen über die in der vorstehenden Übersicht aufgezählten Systeme anstellen lassen.

Anmerkungen.

1) Strenggenommen sind die Elementarorgane nicht immer zugleich auch Formelemente im obigen Sinne bzw. Zellen. Das Elementarorgan des spezifischen Assimilationsparenchyms, des Palisadengewebes, ist die einzelne Palisade; dieselbe kann nun eine einzelne Zelle sein (und dies ist der gewöhnliche Fall), sie kann aber auch bloß aus einem Zellarme bestehen, so daß erst 2—4 Palisaden eine einzelne Zelle bilden (Armpalisadengewebe). In den Skelettsträngen ist die einzelne mechanische Faser das Elementarorgan. Diese Faser ist in morphologischer Hinsicht meist auch ein Formelement, eine Zelle. Die gefächerte Bastfaser aber besteht aus mehreren Zellen, und die Kollenchymfaser setzt sich aus den verdickten Wandungsteilen mehrerer benachbarter, d. h. mit den Längskanten aneinander grenzender Zellen zusammen. Im Wasserleitungssystem ist die einzelne wasserleitende Röhre das Elementarorgan. Diese Röhre kann eine Zellfusion (Trachee) oder eine einzelne Zelle (Tracheide) sein. — Aus derlei Tatsachen geht hervor, daß die Pflanze bei der Herstellung ihrer Elementarorgane nicht immer an die Individualität ihrer Zellen gebunden ist: nicht immer müssen die Grenzen der Elementarorgane mit Zellgrenzen zusammenfallen. Doch wird man solcher Ausnahmefälle halber die altherkömmliche und im allgemeinen auch vollkommen berechtigte Auffassung der Zellen als Elementarorgane des Pflanzenkörpers nicht fallen lassen.

2) G. Haberlandt, Kulturversuche mit isolierten Pflanzenzellen, Sitzungsber. der Akad. d. Wiss. in Wien, Math.-naturw. Kl., Bd. CXI, 1902.

3) Der Umstand, daß sich heutzutage der wissenschaftliche Zellbegriff nicht mehr mit dem rein sprachlichen Begriff der »Zelle« deckt, macht sich bisweilen, besonders beim Unterricht, in unangenehmer Weise fühlbar. Rein sprachlich genommen ist es ja eine Contradictio in adjecto, wenn man z. B. eine membranlose Schwärmspore als Zelle bezeichnet. Von Sachs wurde deshalb (Flora 1892) vorgeschlagen, den Ausdruck Zelle in der Botanik nur noch für die Zellwand oder auch für diese samt dem Inhalt zu verwenden. Für die »organische Einheit, sowohl im morphologischen wie im physiologischen Sinne«, d. i. also für das Formelement und Elementarorgan, schlägt Sachs den Ausdruck »Energide« vor, worunter er sich einen einzelnen Zellkern mit dem von ihm beherrschten Protoplasma vorstellt. Bei einkernigen Zellen, die ja die überwiegende Mehrzahl bilden, ist die Energide nichts anderes, als was Brücke schon früher als »Zellenleib«, Hanstein als »Protoplast« bezeichnet hat. In mehrkernigen Zellen und Zellfusionen dagegen (Bastfasern, Milchröhren), ferner bei den nicht zellulär gebauten Siphoneen und Phycomyceten enthält der einzige Protoplast nach Sachs ebenso viele Energiden, als Zellkerne vorhanden sind. Da man hier nun die hypothetischen Grenzen der einzelnen Energiden nicht wahrnimmt, so ist es auch unmöglich, sie als »organische Einheiten im morphologischen Sinne« zu bezeichnen. Da sich ferner nicht sicher behaupten läßt, daß jeder Zellkern eine bestimmte Plasmaportion allein und dauernd beherrscht (man denke nur, wie schon Zimmermann eingewendet hat, an mehrkernige Zellen mit lebhafter Plasmaströmung), so läßt sich der Begriff Energide als organische Einheit auch im physiologischen Sinne nicht aufrechterhalten. Dies gilt übrigens nicht bloß für mehrkernige Zellen. Die Plasmakörper einkerniger Gewebezellen hängen vielfach durch Plasmaverbindungen untereinander zusammen, und es ist von vornherein nicht ausgeschlossen, daß sich der Einfluß des Kernes in manchen Fällen vermittelst dieser Verbindungen von einer Zelle zur andern fortpflanzt. Es geht eben nicht wohl an, bei der Definierung der »organischen Einheit« des Pflanzen- und Tierkörpers die noch vielfach rätselhaften Beziehungen eines bestimmten Organes dieser Einheit zu den übrigen Teilen desselben in den Vordergrund zu rücken oder gar zum Ausgangspunkte zu wählen.

4) Gleichzeitig mit H. von Mohl, von dem der Ausdruck »Protoplasma« herrührt (Über die Saftbewegungen im Innern der Zellen, Botanische Zeitung 1846, S. 78), erkannte auch Nägeli die Bedeutung des Protoplasmas für das Leben der Zelle (Zeitschr. f. wissensch. Bot., herausgeg. von Schleiden und Nägeli, 3. Heft, 1846). Daß der Protoplast ein kompliziert gebauter Organismus ist, wurde zuerst von Brücke hervorgehoben (Die Elementarorganismen, Sitzungsber. der Wiener Akad., Bd. XLI, 1861). Er hat diesen komplexen Aufbau mit dem Ausdruck »organisiert« bezeichnet, während Nägeli denselben Ausdruck für rein physikalische

Verhältnisse, für den micellaren Aufbau, für Quellungsverhältnisse usw. gebraucht. (Vgl. Nägeli und Schwendener, Das Mikroskop, 2. Aufl., S. 532.) Nägeli zählt demnach auch die Stärkekörner und Zellmembranen zu den »organisierten Substanzen«, während im Sinne Brückes nur das lebende Protoplasma »organisiert« ist.

Unter Anlehnung an Brücke sind dann später Sachs und namentlich Pfeffer für die Auffassung des Protoplasten als eines höchst kompliziert gebauten Organismus eingetreten. (Vgl. Pfeffer, Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vakuolen nebst Bemerkungen über den Aggregatzustand des Protoplasmas und über osmotische Vorgänge, Abhandl. der math.-phys. Kl. der k. sächs. Akad. der Wissensch., Bd. XVI, 1890; ferner: Studien zur Energetik der Pflanze, ebenda Bd. XVIII, 1892, S. 156 ff.) Auch Hanstein hat sich zu dieser Auffassung bekannt (Das Protoplasma als Träger der pflanzlichen und thierischen Lebensverrichtungen. Heidelberg 1880).

Die zahlreichen Versuche, im organisierten Protoplasma eine bestimmte Struktur nachzuweisen oder wahrscheinlich zu machen, sind von zwei ganz verschiedenen Standpunkten aus unternommen worden. Eine Anzahl von Forschern ging von Beobachtungstatsachen aus, denen gegenüber theoretische Erwägungen erst in zweiter Linie in Betracht kamen. Hierher gehören die Versuche von Max Schultze, Flemming u. a., eine feine fibrilläre Struktur des Protoplasmas nachzuweisen, während Frommann und Heitzmann auf zoologischem, Schmitz und Strasburger auf botanischem Gebiet einen netzförmigen oder gerüstartigen Bau des Protoplasmas als durch direkte Beobachtung konstatierbar angenommen haben. Dagegen schreibt Bütschli auf Grund sehr ausgedehnter Untersuchungen dem Protoplasma ganz allgemein eine Schaum- oder Wabenstruktur zu. Eine Anzahl anderer Forscher ist zur Annahme bestimmter Strukturverhältnisse auf Grund theoretischer Überlegungen gekommen. Die von ihnen behauptete Struktur oder Zusammensetzung des Protoplasmas aus kleinsten organisierten Teilchen ist in diesen Fällen vor allem ein theoretisches Postulat, um die Lebenserscheinungen des Protoplasmas, die Erscheinungen der Vererbung usw. verständlicher zu machen. Hierher gehört z. B. die Annahme Nägelis, daß das feste »Idioplasma«, d. h. jener Teil des Protoplasmas, welcher der Träger der erblichen Anlagen ist, als zusammenhängendes Netzwerk die einzelne Zelle sowohl wie den ganzen lebenden Pflanzenkörper durchziehe. Andere Forscher postulieren die Zusammensetzung des Protoplasmas aus kleinsten individualisierten Teilchen, welche die ausschließlichen Lebensträger vorstellen sollen. Während die »Plastidule« Elsbergs und Haeckels noch als eine Art von chemischen Molekülen auftreten, sind die »Granula« Altmanns, die »Pangene« de Vries', die »Biophoren« Weismanns, die »Plasome« Wiesners bereits sehr kompliziert gebaute Elementarteilchen des lebenden Protoplasmas. Altmann und Wiesner suchen die letzten lebenden Einheiten im Plasma auch durch die unmittelbare Beobachtung nachzuweisen. Die »Granula« des ersteren sind aber unzweifelhaft sehr verschiedene Dinge, Eiweißkörnchen, Öltröpfchen, Pigmentkörnchen usw., die man in der pflanzlichen Zellenlehre unter der nichts präjudizierenden Bezeichnung »Mikrosomen« zusammenzufassen pflegt. Auch Wiesners »Plasome« dürften, soweit sie direkt nachweisbar sein sollen, kaum durchgehends gleichwertige, homologe Plasmateilchen sein.

All den verschiedenen Versuchen, das lebende Protoplasma in eine Anzahl gleichwertiger Elementarteilchen, Lebensteilchen, Lebenselemente, oder wie man sie nennen mag, aufzulösen, liegt bewußt oder unbewußt der Analogieschluß zugrunde, daß so, wie sich die Organe und Gewebe des Tier- und Pflanzenkörpers aus untereinander gleichwertigen, homologen Elementarorganen, den Zellen, aufbauen, auch der Plasmakörper der Zelle aus gleichwertigen Elementarteilchen, die eine noch niedrigere Individualitätsstufe repräsentieren, zusammengesetzt sei. Das ist ja möglich, doch ein zwingender Grund, es anzunehmen, ist nicht vorhanden. Die als Konstruktionsbestandteile des organisierten Protoplasmas auftretenden kleinsten Einheiten können, worauf schon Pfeffer hingewiesen hat, untereinander recht wohl spezifisch verschieden sein. Sie brauchen ebensowenig gleichwertige, homologe Teilchen vorzustellen, als die verschiedenen Konstruktionsbestandteile eines Uhrwerkes oder einer anderen kompliziert gebauten Maschine untereinander gleichartig und gleichwertig sind. — Die Begründer und Anhänger derartiger Hypothesen sehen sich übrigens stets gezwungen, die einzelnen Lebenserscheinungen des Protoplasten, zu deren Erklärung sie durch ihre Annahme beitragen wollen, in jene letzten Lebenselemente hineinzuverlegen, über deren innere Struktur sie aber nichts Bestimmtes auszusagen vermögen. Um diese Struktur und ihren Zusammenhang mit der betreffenden Funktion handelt es sich aber gerade, wenn an eine kausale Erklärung der Lebenserschei-

nungen gedacht wird. So wird durch jene Hypothesen das Rätsel bloß um eine Stufe weiter hinausgeschoben, kausal erklärt wird auch nicht eine Lebenserscheinung. Damit soll das Verdienstliche derartiger Spekulationen nicht geleugnet werden, da sie die Grenzen zwischen dem Erforschbaren und Unerforschbaren in der Organisation der lebenden Substanz noch schärfer hervortreten lassen.

Vgl. hierzu: W. Flemming, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen, Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. XVIII u. XX, 1880 u. 1881; Derselbe, Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung, Leipzig 1883. F. Schmitz, Untersuchungen über die Struktur des Protoplasmas und der Zellkerne der Pflanzenzellen, Sitzungsber. der niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilk., 1880. — H. de Vries, Intracellulare Pangenesis, Jena 1889. A. Weismann, Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung, Jena 1892. J. Wiesner, Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz, Wien 1892. Über Plasmastrukturen haben in neuerer Zeit namentlich E. Strasburger und seine Schüler zahlreiche Untersuchungen veröffentlicht. Mit der wichtigen Frage, inwieweit die an fixierten Objekten zu beobachtenden Granulationen, die fibrillären, netzartigen und sonstigen Strukturen als »Kunstprodukte« zu betrachten seien, hat sich namentlich Alfr. Fischer (Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas, Jena 1899) beschäftigt.

5) G. Berthold, Studien über Protoplasmamechanik, Leipzig 1886. O. Bütschli, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma, Leipzig 1892.

6) J. Reinke und Rodewald, Über die chemische Zusammensetzung des Protoplasmas von Aethalium septicum, Untersuchungen des bot. Institutes der Univers. Göttingen, 2. Heft 1881. Frank Schwarz, Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas, Beiträge zur Biologie der Pflanzen, herausgegeben von F. Cohn, Bd. V, 1887. Fr. Czapek, Biochemie der Pflanzen, Jena 1905, I. Bd., Das Protoplasma und seine Stoffe S. 20 ff.

7) Über Plasmaströmungen: H. de Vries, Über die Bedeutung der Circulation und der Rotation des Protoplasmas für den Stofftransport in der Pflanze, Bot. Ztg. 1885. Ida Keller, Über Plasmaströmung, Zürich 1890. P. Hauptfleisch, Untersuchungen über die Strömung des Protoplasmas in behäuteten Zellen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXIV, 1892. F. G. Kohl, Plasmaverteilung und Krümmungserscheinungen, Bot. Hefte, herausgeg. von A. Wigand, 1. Heft, 1885 (vgl. dazu Fr. Noll, Arbeiten des bot. Institutes in Würzburg, Bd. III, S. 496 ff.). E. Tangl, Zur Lehre von der Kontinuität des Protoplasmas, Sitzungsber. der Wiener Akad. d. Wissensch., Bd. XC, 1884. G. Haberlandt, Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen, Jena 1887, S. 102 ff. M. Heidenhain, Einiges über die sog. Protoplasmaströmungen, Sitzungsber. der phys.-med. Gesellsch. in Würzburg, 1897. A. Nestler, Über die durch Wundreiz bewirkten Bewegungserscheinungen des Zellkernes und des Protoplasmas, Sitzungsberichte der Akad. d. Wissensch. in Wien, Bd. CVII, 1898. W. Bierberg, Die Bedeutung der Plasmarotation für den Stofftransport in den Pflanzen, Flora 1908, Bd. XCIX.

8) Über die Hautschicht und Vakuolenwand: W. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen, Leipzig 1877; Derselbe, Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen, Untersuchungen aus dem bot. Institut zu Tübingen, Bd. II, S. 179 ff.; Derselbe, Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vakuolen, Abhandl. der math.-phys. Cl. der k. sächs. Akademie der Wissensch., Bd. XVI, 1890, S. 185 ff. H. de Vries, Plasmolytische Untersuchungen über die Wand der Vakuolen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XVI, 1885, S. 465 ff. F. Went, Die Vermehrung der normalen Vakuolen durch Teilung, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XIX, 1888, S. 275 ff. Fr. Noll, Die Wirkungsweise von Schwerkraft und Licht auf die Gestaltung der Pflanze, Naturwiss. Rundschau, 1888, Nr. 4 u. 5; Derselbe in den Arbeiten des bot. Institutes in Würzburg, Bd. III, 1888, S. 532. B. Němec, Über experimentell erzielte Neubildung von Vakuolen in hautumkleideten Zellen, Sitzungsber. der böhm. Gesellsch. der Wiss. in Prag, 1900. Fr. Noll, Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz, Biol. Centralbl. 1903. W. Ruhland, Beiträge zur Kenntnis der Permeabilität der Plasmahaut, Jahrb. f. wiss. Botanik, 46. Bd., 1908. Ruhland hat auch später über die Permeabilitätsverhältnisse der Plasmahaut sehr beachtenswerte Untersuchungen veröffentlicht, die hier aber ihres ausschließlich physiologischen Inhaltes halber nicht zu zitieren sind.

9) Über Bau und Zusammensetzung des Zellkernes: E. Strasburger, Über Zellbildung und Zellteilung, 3. Aufl. 1880. W. Flemming, Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung,

Leipzig 1883. E. Zacharias, Über die chemische Beschaffenheit des Zellkernes, Bot. Ztg. 1881; Derselbe in Bot. Ztg. 1882, 1883, 1885, 1887. Betreffs der reichen neueren Literatur vgl.: A. Zimmermann, Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes, Jena 1896. V. Häcker, Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, Jena 1899.

10) Ed. Strasburger, Über die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgröße, Histolog. Beiträge, 5. Heft, Jena 1893. Fr. Schwarz, Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des pflanzlichen Zellkernes nach der Theilung, Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. IV, 1884. E. Zacharias, Über das Verhalten des Zellkernes in wachsenden Zellen, Flora 1895, Erg.-Bd.

11) Über mehrkernige Zellen: F. Schmitz, Einige Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaccen, Festschr. der naturforsch. Gesellsch. in Halle, 1879; Derselbe, Über die Zellkerne der Thallophyten, Sitzungsber. d. Niederrh. Gesellsch. f. Nat.- u. Heilk., Aug. 1879 und Juni 1880. M. Treub, Sur des cellules végétales à plusieurs noyaux, Archiv. néerland. d. sc. exact. et nat., t. XV. Fr. Johow, Untersuchungen über die Zellkerne in den Sekretbehältern und Parenchymzellen der höheren Monokotylen, Inaug.-Dissert., Bonn 1880. E. Strasburger, Einige Bemerkungen über vielkernige Zellen, Bot. Ztg. 1880. G. Haberlandt, Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen. Drittes Kap. VII. Die Bedeutung der Mehrkernigkeit. Jena 1887.

12) Über die Funktion des Zellkernes: C. v. Nägeli, Mechanische Theorie der Abstammungslehre, München und Leipzig 1884, S. 368. O. Hertwig, Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, Jena 1885. E. Strasburger, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung, Jena 1884. A. Weismann, Die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung, Jena 1885. Kölliker, Die Bedeutung der Zellkerne für die Vorgänge der Vererbung, Zeitschrift f. wissensch. Zoologie, Bd. XLII, 1885. — F. Schmitz, Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen, Festschr. d. naturf. Gesellsch. in Halle, 1879. G. Klebs, Über den Einfluß des Kernes in der Zelle. Biolog. Centralblatt, Bd. VII, 1887; Derselbe, Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle, Untersuchungen aus dem bot. Institut in Tübingen, Bd. II, S. 489. G. Haberlandt, Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen, Jena 1887; Derselbe, Über Einkapselung des Protoplasmas mit Rücksicht auf die Funktion des Zellkernes, Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissensch., Bd. XCVIII, 1889. E. Palla, Beobachtungen über Zellhautbildung an des Zellkernes beraubten Protoplasten, Flora 1890, S. 314; Derselbe, Über Zellhautbildung kernloser Plasmateile, Berichte der d. bot. Ges., Bd. XXIV, 1906. Von Palla wurde die interessante, von Acqua bestätigte Tatsache festgestellt, daß auch kernlose Plasmateile von Pollenschläuchen, Marchantiarhizoiden und Urticabrennhaaren Zellhautbildung zeigen, solange die Organe, von denen die Plasmateile stammen, noch lebhaftes Wachstum zeigen. Daraus zu folgern, daß die Zellhautbildung unabhängig vom Kern erfolge, wäre aber nicht gerechtfertigt. Man muß vielmehr, wie schon Palla in seiner ersten Arbeit betont hat, annehmen, daß in solchen Fällen eine Nachwirkung des Kerneinflusses vorliege; sie besteht vermutlich darin, daß vom Kerne der wachsenden Zelle gewisse Substanzen ausgeschieden werden, welche die Zellhautbildung anregen, und sich also auch in den künstlich isolierten, kernlosen Plasmateilen vorfinden. Das bloße Vorhandensein einer Reservesubstanz, die zur Membranbildung verwendbar ist, kann aber nicht genügen, um kernlose Plasmateile zur Zellhautbildung zu veranlassen. Vgl. v. Wißelingh, Zur Physiologie der Spirogyrazelle, Beihefte zum Bot. Centralbl., Bd. XXIV, I. Abt., 1908. J. Gerassimow, Einige Bemerkungen über die Funktion des Zellkernes, Bulletin de la Société imp. des Naturalistes de Moscou, 1890. Acqua, Contribuzione alla conoscenca della cellula vegetale, Malpighia, Vol V. 1904. W. Pfeffer, Über den Einfluß des Zellkernes auf die Bildung der Zellhaut, Berichte der math.-phys. Cl. der sächs. Gesellsch. der Wiss. zu Leipzig, 1896. Ch. Townsend, Der Einfluß des Zellkernes auf die Bildung der Zellhaut, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXX. J. Gerassimow, Über ein Verfahren, kernlose Zellen zu erhalten, Bulletin de la Soc. imp. des Naturalistes de Moscou, 1896; Derselbe, Über die Lage und die Funktion des Zellkernes, ebenda, 1900; Derselbe, Über den Einfluß des Kernes auf das Wachstum der Zelle, ebenda, 1901; Derselbe, Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse, Zeitschrift für allg. Physiologie, Bd. I, 1902. Werner Magnus, Studien an der endotrophen Mykorrhiza von Neottia nidus avis, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXXV, 1900. K. Shibata, Cytologische Studien über die endotrophen Mykorrhizen, ebenda,

Bd. XXXVII, 1902. H. v. Guttenberg, Beiträge zur physiol. Anatomie der Pilzgallen, Leipzig 1905, S. 22ff. E. Küster, Über die Beziehungen der Lage des Zellkernes zu Zellenwachstum und Membranbildung, Flora, Bd. XCVII, 1907. In dieser Arbeit bestätigt Küster für eine Anzahl von Fällen meine Beobachtungen über die Lage des Zellkernes in wachsenden Zellen, doch glaubt er auch eine auffallende Ausnahme gefunden zu haben, indem bei verschiedenen Wasserpflanzen (Hydrocharis morsus ranae, Trianea bogotensis, Potamogeton lucens, Stratiotes aloides, Vallisneria spiralis, Elodea canadensis u. a.) die Kerne in der Basis der Wurzelhaare verbleiben. Küster ist aber den Beweis dafür schuldig geblieben, daß diese Wurzelhaare gleichwie die Haare der Bodenwurzeln nur Spitzenwachstum zeigen. Mit Rücksicht auf das Medium (Wasser), worin diese Haare wachsen, wäre es leicht möglich, daß sie sich ebenso verhalten, wie die von mir untersuchten Haare an den Stengeln und Blattstielen verschiedener Pflanzen (Geranium sanguineum u. a.), die nach dem Erlöschen des Spitzenwachstums ein länger andauerndes basales Längenwachstum zeigen und dementsprechend auch basal gelagerte Zellkerne aufweisen. — Auf meine Veranlassung hin hat E. Windel sich in meinem Institute mit dieser Frage beschäftigt und zunächst feststellen können, daß bei Hydrocharis morsus ranae und Hydromystria stolonifera die Wurzelhaare entgegen der oben ausgesprochenen Vermutung genau so wie die Haare der Bodenwurzeln nur Spitzenwachstum zeigen. Wenn man aber die Wurzelhaare obgenannter Wasserpflanzen zwingt, sich in nassem Sand zu entwickeln und weiterzuwachsen, so verlassen die Kerne die Basis der Haare und wandern mehr minder weit gegen die Spitze zu. Das hängt wahrscheinlich damit zusammen, daß in den im Wasser sich entwickelnden Haaren die raschen Plasmaströmungen, die von den Zellkernen ausgeschiedenen Reizstoffe, die das Spitzenwachstum erregen, leicht und rasch in die Haarspitzen transportieren. In den im Sande wachsenden Haaren ist aber die Plasmaströmung bedeutend verlangsamt; es erscheint begreiflich, daß der Zellkern zur Ausgleichung dieses Nachteils gegen die wachsende Spitze vorrückt. Jedenfalls besteht ein Zusammenhang zwischen der Lage des Zellkernes und dem Wachstum der Haare im festen Medium. (Beiträge z. allg. Botanik, I. Bd., 1. Heft, 1916.)

Auf zoologischer Seite beschäftigten sich mit der Funktion des Zellkernes die Arbeiten von Nußbaum, Gruber, Korschelt, R. Hertwig, Hofer, Verworn u. a.

13) Vgl. Val. Häcker, Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, Jena 1899 S. 114. Hier werden auch die übrigen Ansichten betreffs der Bedeutung der Nukleolen eingehend besprochen. Vgl. v. Derschau, Wanderung nukleolarer Substanz während d. Karyokinese und in lokal sich verdickenden Zellen, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. Bd. XXII, 1904.

14) E. Zacharias, Über die Zellen der Cyanophyceen, Bot. Ztg. 1890. O. Bütschli, Über den Bau der Bakterien und verwandter Organismen, Leipzig 1890. E. Palla, Beitrag zur Kenntnis des Baues des Cyanophyceen-Protoplasts, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXV, 1893. A. Fischer, Untersuchungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien, 1897. G. Kohl, Organisation und Physiologie der Cyanophyceenzelle, Jena 1903. E. W. Olive, Mitotic division of the nuclei of the Cyanophyceae, Beihefte zum Bot. Centralbl., Bd. XIII, 1905.

15) Über die Chromatophoren: H. v. Mohl, Untersuchungen über die anatomischen Verhältnisse des Chlorophylls, Tübingen 1837. C. Nägeli, Zeitschr. f. wissensch. Bot., 3. Heft, S. 110. Fr. Schmitz, Die Chromatophoren der Algen, Verhandlungen des naturf. Vereins der Rheinlande und Westfalens, 40. Jahrg. 1889. A. F. W. Schimper, Untersuchungen über die Entstehung der Stärkekörner, Bot. Ztg. 1880; Derselbe, Über die Entwickelung der Chlorophyllkörner und Farbkörper, ebenda, 1883; Derselbe, Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XVI, 1885. Arthur Meyer, Das Chlorophyllkorn usw., Leipzig 1883. G. Haberlandt, Über die Entstehung der Chlorophyllkörner in den Keimblättern von Phaseolus vulgaris, Bot. Ztg. 1877; Derselbe, Die Chlorophyllkörper der Selaginellen, Flora 1888. K. Mikosch, Über die Entstehung der Chlorophyllkörner, Sitzungsberichte der Wiener Akad. der Wissensch. 1878; Derselbe, Über Vermehrung der Chlorophyllkörner durch Theilung, Österr. Bot. Zeitschr. 1877. H. Bredow, Beiträge zur Kenntnis der Chromatophoren, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXII, 1891. A. Binz, Beiträge zur Morphologie und Entstehungsgeschichte der Stärkekörner, Flora 1892 (Erg.-Bd.). A. Zimmermann, Zur Kenntnis der Leukoplasten, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle, 1. Heft; Derselbe, Über die Chromatophoren in panachierten Blättern, ebenda, 2. Heft. G. Senn, Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzenchromatophoren,

eipzig 1908. — Gegen die besonders von A. F. Schimper begründete und vertretene uffassung von der genetischen Zusammengehörigkeit und Entstehung der Chromatophoren nd der Bedeutung der Leukoplasten haben sich M. E. Belzung, O. Eberdt und J. C. Koningserger ausgesprochen, ohne jedoch stichhaltige Argumente dagegen vorzubringen.

Betreffs der in neuerer Zeit so vielfach ventilierten Beziehungen der Chromatophoren zu den »Chondriosomen« vgl. G. Lewitsky, Die Chloroplastenanlagen in lebenden und xierten Zellen von Elodea canadensis, Berichte d. deutsch. bot. Ges., 1911; Derselbe, ber die Chondriosomen in pflanzlichen Zellen, ebenda, 1910; A. Guilliermond, Sur la rmation des chloroleucites aux dépends des mitochondries, Comptes rendus, T. CLIII, 1911; erselbe, Sur l'origine des leucoplastes etc., ebenda, T. CLIII, 1911. Vgl. ferner die Sammelferate und kritischen Besprechungen von E. W. Schmidt, Pflanzliche Mitochondrien, Progr. ei botanicae, Bd. IV.; Derselbe, Neuere Arbeiten über pflanzliche Mitochondrien, Zeitschrift Bot., 4. Jahrg. 1912; K. Rudolph, Chondriosomen u. Chromatophoren, Berichte der deutsch. ot. Gesellsch., 1912. A. Scherrer, Untersuchungen über Bau und Vermehrung der Chroatophoren und das Vorkommen von Chondriosomen bei Anthoceros, Flora, Bd. CVII, 1915. ie letztgenannten Arbeiten enthalten auch ausführliche Literaturverzeichnisse über die Chondriosomenfrage überhaupt. Vgl. ferner Sapěhin, Berichte der deutsch. bot. Ges., 1913, . u. 8. Heft.

16) Außer den schon oben zitierten Abhandlungen von H. de Vries, Pfeffer und Went ber die Vakuolenwand vgl. H. de Vries, Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft, ahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XIV, 1884. J. H. Wakker, Studien über die Inhaltskörper der flanzenzelle, ebenda, Bd. XIX, 1888. E. Crato, Morphologische und mikrochemische Unterchungen über die Physoden, Bot. Ztg. 1893. A. Zimmermann, Über die Elaioplasten, ,iträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle, Bd. I, S. 1885. M. Raciborski, er die Entwickelungsgeschichte der Elaioplasten der Liliaceen, Anzeiger der Akademie der issensch. in Krakau, 1893. Über pulsierende Vakuolen vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, d. II, S. 398 und die dort zitierte Literatur.

17) Ed. Tangl, Über offene Kommunikationen zwischen den Zellen des Endosperms iiger Samen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XII. E. Strasburger, Über Plasmaverbindungen flanzlicher Zellen, ebenda, Bd. XXXVI, 1901. Vgl. auch die hier zitierte Literatur.

18) Über den Bau und das Wachstum der Zellmembran: C. Nägeli, Über den en Bau der vegetabilischen Zellmembranen, Bot. Mitteil., Bd. II, 1866. N. Pringsheim, ersuchungen über den Bau und die Bildung der Pflanzenzelle, 1855. Crüger, Zur Entickelungsgeschichte der Zellenwand, Bot. Ztg. 1855. Dippel, Die neuere Theorie über die innere Struktur der Zellhülle, Abhandl. der Senckenberg. Naturf. Gesellsch., Bd. X, 1876. r. Schmitz, Sitzungsberichte der Niederrh. Gesellschaft für Natur- und Heilkunde zu onn, 1880. E. Strasburger, Über den Bau und das Wachsthum der Zellhäute, Jena 1882; erselbe, Über das Wachsthum vegetabilischer Zellhäute, Histologische Beiträge, 2. Heft, Jena 89. H. Leitgeb, Über Bau und Entwickelung der Sporenhäute, Graz 1884. H. Schenck, ntersuchungen über die Bildung von centrifugalen Wandverdickungen an Pflanzenhaaren und pidermen, Bonn 1884. Wille, Über die Entwickelungsgeschichte der Pollenkörner der Anospermen und das Wachstum der Membranen durch Intussuszeption, 1886. J. Wiesner, ntersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut, Sitzungsber. der Wiener kad. der Wissensch. Math.-naturwissensch. Cl., Bd. XCIII, 1886; Derselbe, Die Elementarruktur und das Wachsthum der lebenden Substanz, Wien 1892. F. Krasser, Untersuchunen über das Vorkommen von Eiweiß in der pflanzlichen Zellhaut, Sitzungsber. der Wiener kad., Bd. XCIV, 1887. Fr. Noll, Experimentelle Untersuchungen über das Wachsthum der ellmembran, Würzburg 1887. G. Krabbe, Ein Beitrag zur Kenntniss der Struktur und des Wachsthums vegetabilischer Zellhäute, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XVIII, 1887. G. Klebs, inige kritische Bemerkungen zu der Arbeit von Wiesner, »Untersuchungen usw.« Biolog. entralblatt, Bd. VI, 1886; Derselbe in Bot. Ztg. 1887; Derselbe, Über die Organisation er Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten, Untersuchungen aus dem Bot. Institut in übingen, Bd. II, 1886. E. Zacharias, Über das Wachsthum der Zellhaut bei Wurzelhaaren, lora 1891. C. Correns, Über Dickenwachstum durch Intussuszeption bei einigen Algenembranen, Flora 1889; Derselbe, Zur Kenntniss der inneren Struktur der vegetabilischen ellmembranen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXIII, 1891; Derselbe, Über die vegetabilische ellmembran. Eine Kritik der Anschauungen Wiesners, ebenda, Bd. XXVI, 1894. E. Stras-

burger, Die pflanzlichen Zellhäute, ebenda, Bd. XXXI, 1898. Fitting, Bau- und Entwickelungsgeschichte der Makrosporen von Isoëtes usw., Bot. Ztg. 1900. W. Krieg, Die Streifung der Tracheidenmembran im Koniferenholz, Beihefte zum Bot. Centralbl., Bd. XXXI, 1907.

19) Über die chemische Zusammensetzung der Zellmembran vgl. A. Zimmermann, Die botanische Mikrotechnik, Tübingen 1892, S. 135 ff., und die dort zitierte Literatur. — Ferner: W. Hofmeister, Die Rohfaser und einige Formen der Zellulose, Landwirthsch. Jahrbücher 1888; Derselbe, Die Zellulose und ihre Formen, ebenda, 1889. E. Gilson, La cristallisation de la Cellulose etc., La Cellule p. p. Carnoy, t. IX, 1893. J. Reiß, Über die Natur der Reservezellulose und über ihre Auflösungsweise bei der Keimung der Samen, Landwirthsch. Jahrb. 1889. E. Schulze, Über die stickstofffreien Reservestoffe einiger Leguminosensamen, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. 1880. J. Wiesner, Note über das Verhalten des Phloroglucins und einiger verwandter Körper zur verholzten Zellmembran, Sitzungsber. der Wiener Akad. der Wissensch. Math.-naturw. Cl., Bd. LXXVII, 1878. Singer, Beiträge zur näheren Kenntniss der Holzsubstanz und der verholzten Gewebe, ebenda, Bd. LXXXV, 1882. E. Nickel, Die Farbenreaktionen der Kohlenstoffverbindungen, Berlin 1890. v. Höhnel, Über den Kork und verkorkte Gewebe überhaupt, Sitzungsber. der Wiener Akad. der Wissensch., Bd. LXXXI. K. Kügler, Über das Suberin, Straßburg 1884. E. Gilson, La subérine et les cellules du liège, La Cellule etc. p. p. Carnoy, t. IV, 1890. W. Hofmeister, Über die zu Gallerte aufquellenden Zellen der Außenfläche von Samen und Perikarpien, Sitzungsber. der k. sächs. Akad. der Wissensch., Math.-phys. Cl., Bd. X, 1858. B. Frank, Über die anatomische Bedeutung und die Entstehung der vegetabilischen Schleime, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. V, 1865. Nadelmann, Über Schleimendosperme der Leguminosen, ebenda, Bd. XXI, 1890. H. Walliczek, Studien über die Membranschleime vegetativer Organe, ebenda, Bd. XXV, 1893. L. Mangin, Sur la présence des composés pectiques dans les végétaux, Bull. de la Soc. bot. de France, t. CIX, 1889; Derselbe, Sur les réactifs colorants des substances fondamentales de la membrane, ebenda, t. CXI, 1890. F. G. Kohl, Anatomisch-physiologische Untersuchung der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze, Marburg 1889. E. Winterstein, Über Pilzzellulose, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Jahrg. 1895, S. 65 ff. H. Schellenberg, Beiträge zur Kenntniss der verholzten Zellmembran, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXIV, 1896. Fr. Czapek, Über die sog. Ligninreaktionen des Holzes, Hoppe-Seylers Zeitschrift für physiol. Chemie, Bd. XXVII, 1899; Derselbe, Zur Chemie der Zellmembranen bei den Laub- und Lebermoosen, Flora 1899; Derselbe, Biochemie der Pflanzen, Jena 1905, Bd. I, Das Zellhautgerüst der Pflanzen, S. 506 ff. H. Euler, Grundlagen und Ergebnisse der Pflanzenchemie, Braunschweig 1908, I. Teil. König und Rump, Chemie und Struktur der Pflanzen-Zellmembran, Berlin 1914.

20) Das aktive Wachstum der Zellmembran könnte auf zweierlei Weise zustande kommen: Es könnte zunächst die wachsende Zellmembran eine bestimmte molekulare oder mizellare Konstitution besitzen, die man als den »lebenden« Zustand der Zellhaut zu bezeichnen hätte; schon Nägeli hat für den mizellaren Aufbau der Membran drei verschiedene Zustände unterschieden, den »lebenden«, den »natürlich toten« und den »aufgequollenen« Zustand. Der erstgenannte Zustand würde sich dann dadurch äußern, daß die Zellmembran imstande wäre, selbständig durch Intussuszeption zu wachsen; die Rolle des der Membran bloß anliegenden Protoplasmas würde dabei nur darin bestehen, der Zellmembran das Wachstumsmaterial in gelöster Form zur Verfügung zu stellen. Bei dieser Art von Wachstum würde die lebende Zellmembran unter Umständen auch dann zu wachsen imstande sein, wenn sie mit dem Plasmakörper gar nicht im Kontakt steht, sofern nur für die Zufuhr von Wachstumsmaterial in gelöster Form gesorgt ist. Einen solchen Fall glaubt Fitting (Bot. Ztg. 1900) in den Sporenhäuten von Isoëtes und Selaginella gefunden zu haben.

Der »lebende« Zustand der Membran, der ihr aktives Wachstum ermöglicht, könnte aber auch darin bestehen, daß die Zellhaut lebendes Plasma enthält, das mit dem Cytoplasma in Verbindung steht. Diese Auffassung hat namentlich Wiesner zu begründen versucht. Sie hat unzweifelhaft viel für sich, da sie, um das aktive Wachstum der Zellhaut zu erklären, nicht erst einen rätselhaften »lebenden« Zustand der plasmafreien Zellwand anzunehmen braucht und an dem Hauptsatze der Zellphysiologie festhält, daß nur das Protoplasma der lebende Bestandteil jeder Zelle ist. Wenn auch Wiesner die Zugehörigkeit des »Hautplasmas« zum Gesamtplasma nicht scharf betont hat, so sind seine Ausführungen doch zweifelsohne in diesem Sinne zu verstehen. Eine Schwierigkeit für diese Auffassung des

lebenden Zustandes der Zellmembran liegt aber darin, daß nicht nur der Plasmagehalt der Membran im Sinne Wiesners nach Correns u. a. nicht nachweisbar ist, sondern daß auch der von Wiesner und Krasser behauptete Eiweißgehalt der vegetabilischen Zellmembran von verschiedenen Forschern, wie Klebs, A. Fischer, und namentlich von Correns bestritten wird. Vgl. die in Anmerkung 18 zitierten Arbeiten von Wiesner, Krasser, Klebs und Correns. Ferner: E. Strasburger, Über das Wachsthum vegetabilischer Zellhäute, Histolog. Beiträge, 2. Heft 1889. M. O. Reinhardt, Plasmolytische Studien zur Kenntnis des Wachstums der Zellmembran, Festschrift für Schwendener, Berlin 1899.

21) J. Sachs, Physiologische Notizen, VI. Über einige Beziehungen der spezifischen Größe der Pflanzen zu ihrer Organisation, Flora 1893. E. Amelung, Über mittlere Zellengrößen, Flora 1893. H. Sierp, Über die Beziehungen zwischen Individuengröße, Organgröße und Zellengröße, mit besonderer Berücksichtigung des erblichen Zwergwuchses, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. LIII, 1914. Vgl. auch die hier zitierte Literatur.

22) C. v. Nägeli, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre, 1884, S. 357 ff.

23) J. Sachs, Über einzellige Pflanzen, Sitzungsber. der physik.-medic. Gesellsch. zu Würzburg, Nov. 1878.

24) J. M. Janse, Die Bewegungen des Protoplasmas von Caulerpa prolifera, VI. Die Bedeutung der Zellstoffbalken, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXI, 1890, S. 269 ff.

25) Auf die überaus reiche Literatur über Kern- und Zellteilung kann hier nur im allgemeinen hingewiesen werden. Auf botanischem Gebiete sind hier vor allem die Arbeiten E. Strasburgers und seiner Schüler (Über Zellbildung und Zellteilung, 3. Aufl. 1880, Histologische Beiträge, Cytologische Studien aus dem Bonner bot. Inst., Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXX, 1897) und aus neuerer Zeit auch die Untersuchungen von B. Němec zu nennen. Vgl. auch H. Häcker, Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, Jena 1899.

26) Damit erledigt sich auch der Einwand Warburgs (Bot. Ztg. 1885, S. 29), daß »man konsequenterweise je nach der verschiedenen Hauptfunktion der Haut verschiedene Systeme zu unterscheiden hätte, als wichtigstes ein Schutzsystem gegen Transpiration, und daneben andere gegen Wärmestrahlung, intensive Beleuchtung, schnellen Temperaturwechsel usw.« Warburg wollte offenbar mit dieser unerfüllbaren Forderung die anatomisch-physiologische Abgrenzung des Begriffes »Hautgewebe« als unmöglich hinstellen. Er hat dabei übersehen, daß das Hautgewebe nicht »verschiedene Hauptfunktionen« übernimmt, sondern nur eine, die sich aber aus verschiedenen Teilfunktionen zusammensetzt.

27) Vgl. G. Haberlandt, Eine botanische Tropenreise, Leipzig 1893, S. 108; ferner E. Stahl, Regenfall und Blattgestalt, Annales du jardin bot. de Buitenzorg, t. XI, 1893.

28) Eine Auseinandersetzung über die verschiedenen Möglichkeiten des Zustandekommens der Anpassungen, welche die verschiedenen Gewebe und lokalen Apparate des Pflanzenkörpers zu harmonischem Zusammenwirken vereinigen, gehört nicht in den Rahmen dieses Buches. Sehr fruchtbare Gesichtspunkte hat in dieser Hinsicht W. Roux in seiner Abhandlung »Der Kampf der Theile im Organismus«, Leipzig 1881 (2. erweiterte Auflage in den Ges. Abhdlg., Bd. I, 1895, S. 135—422) entwickelt. Auch A. Weismann ist auf diese Frage in seiner anregenden Schrift »Äußere Einflüsse als Entwickelungsreize«, Jena 1894, näher eingegangen.

29) Die Einteilung der Gewebe nach anatomisch-physiologischen Prinzipien und ihre praktische Durchführbarkeit ist seit dem Erscheinen von Schwendeners »Mechanischem Prinzip« und meiner »Entwickelungsgeschichte des mechanischen Gewebesystems« schon oftmals zum Gegenstand einer lebhaften Kontroverse geworden. Dieselbe kann in diesem Buche nicht gänzlich unbeachtet bleiben.

Daß die anatomisch-physiologische Einteilungsweise von einem prinzipiell richtigen Standpunkt ausgeht, wird gegenwärtig wohl allgemein zugegeben. Schon de Bary hat in seiner (deskriptiv gehaltenen) »Vergleichenden Anatomie der Vegetationsorgane«, 1877, die Übereinstimmung zwischen Bau und Funktion ausdrücklich hervorgehoben. So heißt es in der Einleitung S. 2: »Die Untersuchung lehrt aber, daß die Anpassung an und Teilung in die vegetativen Arbeiten, die Ausbildung also zu Organen bestimmter Leistung und diese anzeigender Struktur, bei weitem am reichsten und schärfsten durchgeführt ist für die Glieder niederer Ordnungen, Zellen und Zellkomplexe, resp. deren Umwandlungsprodukte. Diese sind es, welche sich zunächst in die vegetativen Arbeiten teilen und nach denselben charakteristische Gestalt und besondere Struktur erhalten.« Demgemäß faßt auch de Bary (a. a. O. S. 26 f.)

sämtliche Erscheinungen des Baues und der Anordnung der Gewebe als Anpassungserscheinungen auf, und zwar 1) als unmittelbare Anpassungen, welche direkt als solche erkennbar sind, und 2) als unerklärte anatomische Charaktere, »welche zwar auch abzuleiten sind von in irgendeiner Epoche der phylogenetischen Entwickelung geschehenen Anpassungen, aber zur Zeit nicht auf diese ihre Ursachen sicher zurückgeführt werden können«. — De Bary nennt es dann S. 28 einen »naheliegenden Versuch, die einzelnen Abschnitte, welche von den Gewebearten und ihrer Verteilung handeln, streng entweder nach differenten Anpassungsformen oder nach den Abteilungen des Systems zu ordnen«; er hält demnach die anatomisch-physiologische Einteilungsweise für prinzipiell berechtigt und naheliegend. Allein die vielen zur Zeit noch unerklärten anatomischen Charaktere veranlaßten ihn, der rein deskriptiven Behandlung des Gegenstandes den Vorzug zu geben. Seit der Abfassung des Buches von de Bary (mit welcher 1865 begonnen wurde) ist nun bereits eine Reihe von Jahren verstrichen, und die Anzahl der unerklärten Merkmale ist gegenwärtig nicht mehr so groß, um für die anatomisch-physiologische Einteilung und Betrachtung der Gewebe ein unüberwindliches Hindernis zu bilden.

Von Interesse ist es, zu erfahren, wie sich einer der hervorragendsten Vertreter der Pflanzenphysiologie, Jul. Sachs, zur anatomisch-physiologischen Einteilungsweise der Gewebe stellt. In der Einleitung der VIII. Vorlesung seines letzten großen Werkes (S. 131) werden die Gewebeformen als Zellverbindungen bezeichnet, »welche in ihrem Wachstum und in ihrem sonstigen physiologischen Verhalten eine gewisse Übereinstimmung darbieten«; und eine Gewebeverbindung, welche sich als ein »Ganzes von bestimmtem physiologischen Charakter« darstellt, wird als Gewebesystem bezeichnet. Damit erscheint also die anatomisch-physiologische Einteilungsweise adoptiert, und konsequenterweise müßte Sachs die Aufstellung von anatomisch-physiologischen Systemen nicht nur gutheißen, sondern geradezu fordern. In der Tat versucht er, die Hautgewebe und die Gefäßbündel als anatomisch-physiologische Gewebesysteme zu charakterisieren, — ob überall richtig, mag hier dahingestellt bleiben; damit aber hat es auch sein Bewenden, und alle übrigen Gewebearten werden zusammen als »Grundgewebe« dem Hautsystem und den Gefäßbündeln zur Seite gestellt. Was gehört nun alles zum »Grundgewebe«? Assimilierendes Chlorophyllparenchym, farbloses Wassergewebe, reservestoffführendes Speichergewebe, mechanische Gewebestränge und Zellgruppen, die Schutzscheiden der Gefäßbündel und die so verschiedenartigen Gewebe der Frucht- und Samenschalen. Niemand wird demnach behaupten wollen, daß das Grundgewebe »ein Ganzes von bestimmtem physiologischen Charakter« darstelle.

Daß der Begriff »Grundgewebe« auch vom rein anatomischen Standpunkt aus unhaltbar ist, hat bereits de Bary (a. a. O. S. 7) mit folgenden Worten hervorgehoben: »So sehr diese Unterscheidung (in drei Gewebesysteme) auch geeignet sein mag, den Anfänger zu orientieren, so entspricht sie, wie ich glaube, doch nicht ihrem Zweck, einer gleichmäßigen Darstellung der verschiedenen Differenzierungen der Pflanzengewebe als Basis zu dienen. Denn die Namen Haut- und Stranggewebe bezeichnen bei den Gefäßpflanzen Gewebesysteme, welche durch bestimmte Gewebearten positiv charakterisiert sind, der Name Grundgewebe aber nur den Rest; dieser aber kann ebenfalls aus verschiedenen positiv charakterisierten Gewebearten und Gewebesystemen bestehen, welche dem Haut- und Strangsystem äquivalent sind.« —

Ich wende mich nun der praktischen Durchführbarkeit der anatomisch-physiologischen Einteilung der Gewebe zu. In dieser Hinsicht kann, wie ich glaube, bloß die wirkliche Durchführung endgültig über die Durchführbarkeit entscheiden, und dieser Weg der Beweisführung soll eben in diesem Buch eingeschlagen werden. Nur auf eines möchte ich hier noch aufmerksam machen. Ein oft wiederholter Einwand gegen die physiologische Einteilung der Gewebe besteht in dem Hinweis auf die Tatsache, daß die meisten Gewebearten nicht ausschließlich eine Funktion leisten und demnach je nach dem Einteilungsprinzipe bald dem einen, bald dem andern physiologischen Gewebesysteme zugerechnet werden müßten. Dagegen ist nun zu bemerken, daß der tatsächlich vorhandene Unterschied von Haupt- und Nebenfunktionen jede Willkür oder jeden Zweifel bei der Zuteilung der einzelnen Gewebearten zu den verschiedenen physiologischen Systemen unmöglich macht. Die Hauptfunktion eines Gewebes allein entscheidet, welchem Systeme dasselbe beizuzählen sei. Bei den höher entwickelten Pflanzen, von den Archegoniaten aufwärts, wird man nur selten in die Lage kommen, zwischen mehrerlei Funktionen eines Gewebes die Hauptfunktion nicht herausfinden

zu können, und in einem solchen Fall ist die Stellung des betreffenden Gewebes im Schema der anatomisch-physiologischen Systeme unbestimmt. Sind denn aber, so darf man hinzufügen, die beschreibenden Anatomen betreffs der Stellung, welche die einzelnen Gewebearten im Gesamtschema einnehmen, niemals im Zweifel gewesen? Hat denn bezüglich der rein anatomischen Einteilungsweise immer volle Einigkeit geherrscht?

Früher als in der Anatomie der Pflanzen hat sich in der Histologie und Anatomie der Tiere das Bedürfnis nach physiologischer Einteilungsweise geltend gemacht. So sagt einer der hervorragendsten Histologen der Gegenwart, Fr. Leydig, in seinem 1857 erschienenen »Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere«, S. 21: »Was nun speziell die Klassifizierung der Gewebe betrifft, so deucht mir, daß eine solche kaum mit Konsequenz sich auf die Form der Teile stützen läßt. . . . Ich nehme deshalb die physiologischen Beziehungen der Elementarteile zur Richtschnur, indem ich mir nach folgendem Schema die Gewebe zurechtlege«. Es folgt sodann eine allgemeine Einteilung der Gewebe des Tierreichs nach physiologischen Gesichtspunkten. — Vgl. auch den Aufsatz von Hermann von Meyer im Biolog. Centralblatt, 1883, Nr. 12.

Die vorstehende Anmerkung wurde vorwiegend aus historischen Gründen fast vollinhaltlich aus der ersten Auflage dieses Buches in die folgenden aufgenommen.

Die anatomisch-physiologische Einteilungsweise der Gewebe wird gegenwärtig von wissenschaftlichen Gesichtspunkten aus nicht mehr angegriffen.

Zweiter Abschnitt.

Die Bildungsgewebe.

I. Allgemeines.

Das stufenweise Aufsteigen der histologischen Gliederung, das wir in der Stammesentwickelung des Pflanzenreiches so deutlich verfolgen können, tritt uns auch bei der Untersuchung jedes im Wachstum begriffenen Sprosses, jeder fortwachsenden Wurzel nicht minder auffällig entgegen. Wenn wir einen Quer- oder Längsschnitt aus dem obersten Ende eines solchen Organes betrachten, so fällt uns sofort die Gleichförmigkeit des plasmareichen, zartwandigen Gewebes auf, welches die Mannigfaltigkeit der Zellformen und Gewebearten in den älteren, rückwärts gelegenen Partien des Organes noch nicht ahnen läßt. Eine scharfe Grenze zwischen jenem gleichförmigen Gewebe des Vegetationspunktes und den vollkommen differenzierten Gewebesystemen des Organes ist begreiflicherweise nicht vorhanden. Das erstere sondert sich bereits knapp unter dem Vegetationspunkt in mehrere ungleichartige Gewebe, die aber noch immer die wichtigsten Merkmale, den Plasmareichtum, die Zartheit der Zellwände und die Teilungsfähigkeit der Zellen, miteinander gemein haben. In noch größerer Entfernung vom Vegetationspunkte gewinnen dann allmählich die unterscheidenden Merkmale der einzelnen Gewebearten und Gewebesysteme die Oberhand, bis schließlich jener Zustand der Differenzierung erreicht ist, welcher den Anforderungen der mehr oder minder weit vorgeschrittenen Arbeitsteilung vollkommen entspricht.

Die im vorstehenden charakterisierten Gewebe des Vegetationspunktes und der unmittelbar angrenzenden Zonen des Sproß- oder Wurzelendes stehen nun zu der Mehrzahl der verschiedenen Gewebesysteme, deren Schilderung in den folgenden Abschnitten enthalten ist, im Verhältnisse des embryonalen Stadiums zum ausgebildeten Zustande; sie sind mit anderen Worten »Bildungsgewebe« gegenüber den »Dauergeweben«. Der mit der allmählichen Ausbildung und Differenzierung der embryonalen Gewebe des Vegetationspunktes begonnene Entwickelungsprozeß endet nach einer Periode lebhaften Wachstums und verschiedenartiger Ausgestaltung mit dem Eintritte der vollständigen Funktionstüchtigkeit der betreffenden Dauergewebe[1]). Damit ist nicht gesagt, daß in diesen letzteren keine nachträglichen histologischen Veränderungen mehr stattfinden können. Allein dieselben gehören strenggenommen nicht mehr zur »Entwickelungsgeschichte« des Gewebes und hängen auch gewöhnlich mit irgendeinem Wechsel der physiologischen Funktion zusammen, oder sie leiten ihren

vollständigen Verlust ein. Wenn z. B. die grünen Rindenzellen einer Buche, die eine geraume Zeit hindurch im Dienste der Stoffleitung und Stoffspeicherung standen, zum Schluß ansehnlich verdickte und verholzte Zellwände erhalten und ihren lebenden Plasmaleib einbüßen, so deutet dieser histogenetische Vorgang an, daß die betreffenden Rindenzellen aus dem Dienste des Ernährungssystems in den des Hautsystems übergetreten sind, indem sie nunmehr die Festigkeit der Borke erhöhen helfen.

Die allgemeine Charakteristik der Bildungsgewebe wäre unvollständig, wenn wir sie ausschließlich als die embryonalen Stadien der Dauergewebe ansehen würden. Solange nämlich das betreffende Organ wächst, gehen die Bildungsgewebe nie vollständig in der Bildung der Dauergewebe auf; sie regenerieren sich vielmehr gleichmäßig und wahren so gewissermaßen, den aus ihnen hervorgehenden Dauergeweben gegenüber, ihre Selbständigkeit. Von diesem Gesichtspunkt aus erscheinen die Bildungsgewebe in ihrer Gesamtheit als ein Gewebesystem von bestimmter physiologischer Funktion: sie haben das Material für den Aufbau der Dauergewebe zu liefern; sie haben die Bausteine herbeizuschaffen, aus denen der so mannigfaltige Bau der Dauergewebe aufgeführt wird. Als den unmittelbarsten Ausdruck dieser Funktion müssen wir die in jedem Bildungsgewebe reichlich auftretenden Zellteilungen betrachten, weshalb man die Bildungsgewebe mit Nägeli auch als »Teilungsgewebe« oder »Meristeme« bezeichnen kann.

Wir haben bisher nur einen, allerdings den häufigsten Ort des Vorkommens der Bildungsgewebe kennen gelernt: die Vegetationsspitze der im Wachstum begriffenen Stengel und Wurzeln. Nicht immer ist aber die Lage der Bildungsgewebe eine so periphere. In den Halmen der Gräser tritt über jedem Knoten eine Zone aus Bildungsgewebe auf, die zu dem darüber befindlichen Internodium in demselben entwickelungsgeschichtlichen Verhältnisse steht wie eine Vegetationsspitze zu den rückwärts gelegenen Stammabschnitten. Solche zwischen Dauergeweben eingeschaltete oder »interkalare« Wachstumszonen kommen auch sonst nicht selten vor; nicht nur an der Basis der einzelnen Internodien, wie bei den Gräsern, Commelinaceen und anderen Monokotylen, sondern zuweilen auch am oberen Ende der Internodien (Galeopsis Tetrahit u. a. Labiaten) oder sogar in ihrer Mitte (Pilea oreophila). Eine solche Verteilung der Bildungsgewebe zwischen schon ausgewachsenen Stengelteilen bietet den Vorteil, daß die Vegetationsspitze schon sehr frühzeitig mit der Ausgestaltung der Blütenregion beginnen kann. Sie verliert keine Zeit mit der Lieferung jener Bausteine, die notwendig sind, um eine bestimmte Länge des ganzen Stengels zu erzielen. So ist diese Arbeitsteilung zwischen terminalen und interkalaren Bildungsgeweben vor allem bei kurzlebigen, einjährigen Pflanzen am Platze, die, wie z. B. die Gräser, möglichst bald zur Blütenbildung und Fruchtreife zu gelangen suchen.

Wiederholt ist bereits im vorstehenden angedeutet worden, daß es verschiedene Arten von Bildungsgeweben oder Meristemen gibt. Das ursprünglichste Bildungsgewebe der Vegetationspunkte wird als Urmeristem bezeichnet, weil es gewissermaßen den Urzustand sämtlicher Gewebearten des ausgewachsenen Organes vorstellt. Das Urmeristem differenziert sich früher oder später in die drei primären Meristeme der Vegetationsspitze, in das Protoderm, das Pro-

cambium und Grundmeristem, welche bereits den anatomisch-topographischen Charakter der aus ihnen hervorgehenden Dauergewebe in allgemeinen Umrissen andeuten: sie lassen den Unterschied zwischen Haut- und Binnengewebe erkennen und weisen auch auf den Gegensatz und die Verteilung der Prosenchymstränge und Parenchymmassen hin. Nicht selten gestatten sie auch einen Rückschluß auf die phylogenetische Abstammung und Entwickelung der aus ihnen hervorgehenden Dauergewebe. Über die künftige physiologische Bedeutung dieser letzteren sagen allerdings die primären Meristeme nichts aus.

Den primären Meristemen stehen die sekundären oder Folgemeristeme gegenüber. In typischer Weise entstehen diese aus lebenden, plasmaführenden Dauergeweben, die in bestimmten Schichten oder Lagen nach wiederholten Zellteilungen von neuem zu Bildungsgeweben werden. Allgemein betrachtet, gehört also die Entstehung von Folgemeristemen in die Kategorie jener Erscheinungen, die wir in der Einleitung unter den Begriff des »Funktionswechsels« zusammengefaßt haben. Wenn z. B. die subepidermale, grüne Rindenparenchymschicht eines Zweiges durch tangentiale Teilungen ihrer Zellen zu einem korkbildenden Gewebe, zu Phellogen wird, so haben wir es hier mit einem typischen Folgemeristem zu tun.

Wir wollen nun zu den allgemeinen Eigenschaften der Bildungsgewebe übergehen, die natürlich ebensogut mit den Aufgaben dieser Gewebe in Beziehung gesetzt werden können, wie die histologischen Eigentümlichkeiten der Dauergewebe mit den ihnen zukommenden physiologischen Funktionen.

Die Zellen aller Bildungsgewebe sind zartwandig. Die Zartheit der Zellmembranen läßt nicht nur die Möglichkeit aller verschiedenen Grade und Arten von Zellwandverdickungen offen, sondern erleichtert auch in hohem Maße die Zufuhr von Nahrungsstoffen, ohne die ein jedes Bildungsgewebe sich bald erschöpfen und seine Tätigkeit einstellen müßte.

Die Plasmakörper der Meristemzellen kennzeichnen sich vor allem durch ihre massige Ausbildung und füllen die Zellumina meist vollständig aus. Größere Vakuolen und Zellsafträume sind in der Regel nicht vorhanden. Alle grobkörnigen Einschlüsse und Einlagerungen, wie größere Stärkekörner, Öltropfen usw., fehlen vollständig; Stoffspeicherung findet in den Bildungsgeweben, deren Stoffwechsel ein sehr lebhafter ist, nicht statt. Von relativ besonderer Größe sind die Zellkerne der Meristemzellen, was schon im I. Abschnitte betont und mit der Funktion der Kerne in Zusammenhang gebracht wurde (S. 23). Die Chromatophoren sind als Leukoplasten, seltener bereits als kleine blaßgrüne Chloroplasten entwickelt (Fig. 5 *B*, *C*). Endlich wäre unter den allgemeinen Eigenschaften der Bildungsgewebe noch die relative Kleinheit der Zellen und ihre bereits hervorgehobene Teilungsfähigkeit anzuführen, Eigenschaften, die sich aus der Natur der Bildungsgewebe von selbst ergeben.

Beim Übergange der Bildungsgewebe in Dauergewebe erfahren die gegenseitigen Lagerungsverhältnisse der einzelnen Zellen mannigfache Veränderungen, die durch den Umstand bedingt werden, daß Größe und Form der Zellen im ausgebildeten Zustande sehr verschieden sind, und daß die physiologischen Aufgaben der betreffenden Zellen und Zellkomplexe nicht selten eine Lagerung erheischen, die von der Lagerung der Meristemzellen, aus denen sie sich entwickelt haben, mehr oder minder abweicht. So finden oft sehr ansehnliche Ver-

schiebungen der sich entwickelnden Zellen statt, die durch ihr individuelles Wachstum herbeigeführt werden und nicht mit jenen gesetzmäßigen Verschiebungen zu verwechseln sind, welche die Zellen aus rein mechanischen Gründen durch das Wachstum des ganzen Organes erfahren. Solche individuelle, durch aktives Wachstum bedingte Verschiebungen treten z. B. ein, wenn sich die Zelläste der ungegliederten Milchröhren in die angrenzenden Gewebe einzwängen, wenn die spitzen Enden von Bastzellen aneinander vorüberwachsen, wenn die subepidermal entstandenen Kristallzellen des Citrusblattes sich zwischen die darüber befindlichen Epidermiszellen einkeilen, oder wenn die ihr Lumen erweiternden Tracheen und Siebröhren die benachbarten Zellen auseinanderdrängen und verschieben. Es ist das Verdienst Krabbes, auf die allgemeine Verbreitung solcher Verschiebungsprozesse hingewiesen zu haben[2]), durch die der innere Bau der Pflanzen in hohem Grade mit bestimmt wird. Krabbe führt diese Verschiebungsprozesse auf »gleitendes Wachstum« der Zellen zurück; er nimmt dabei an, daß ausgedehntere Wandpartien in Flächenwachstum begriffen sind, wobei sich natürlich die Wände benachbarter Zellen aufeinander verschieben, aneinander vorübergleiten müssen. Dies setzt voraus, daß jede in gleitendem Wachstum begriffene Zelle auch dann ihre eigene, distinkte Membran besitzt, wenn die zwei benachbarte Zellen trennende Scheidewand ganz homogen erscheint; tatsächlich muß sie aus mindestens zwei Lamellen bestehen. Solange gleitendes Wachstum stattfindet, können Plasmaverbindungen zwischen den aneinander vorüberwachsenden Zellen nicht existieren; sie würden ja dabei zerrissen werden. Sind im ausgewachsenen Zustande Plasmodesmen vorhanden, so können sie erst nachträglich entstanden sein[3]).

Am Schlusse dieser allgemeinen Erörterungen möge noch einiges über die verschiedenen Einrichtungen zum Schutze der Bildungsgewebe mitgeteilt werden. Daß die Bildungsgewebe, die zu den zartesten Geweben der Pflanze gehören, eines ausgiebigen Schutzes gegen schädliche mechanische und meteorologische Einflüsse bedürftig sind, ist einleuchtend. Hierzu stehen der Pflanze sehr verschiedenartige Mittel zu Gebote. Bei einer peripheren Lage der Vegetationspunkte ist es ein in verschiedenen Variationen angewandtes Verfahren der Pflanze, durch Umwallung oder Einhüllung mit älteren, resistenteren Geweben oder Organen die empfindlichen Bildungsgewebe zu schützen. Schon bei den Thallophyten begegnen wir dieser Schutzeinrichtung: der Vegetationspunkt der Fucaceensprosse befindet sich am Grunde eines Hohlraumes, der mit enger Spalte nach außen mündet. Bei verschiedenen Lebermoosen (Metzgeria, Marchantia) sowie bei den Prothallien der Farne liegt der Vegetationspunkt gleichfalls am Grunde einer Einbuchtung, die von zwei vorragenden Thalluslappen gebildet wird. An den Laub- und Blütensprossen der Phanerogamen wird der Schutz der kegelförmigen Vegetationsscheitel gewöhnlich durch die in der Knospenlage befindlichen, d. h. nach oben zusammengeschlagenen und gefalteten jungen Blätter bewerkstelligt. Oft sind die den Vegetationspunkt schützenden jungen Blattorgane selbst noch eines gewissen Schutzes bedürftig, vor allem wenn die betreffenden Knospen überwintern müssen oder, wie bei Keimpflanzen, die deckende Erdschicht zu durchbrechen haben. Im ersteren Falle werden alle empfindlichen Organe der Knospen von derben,

lederartigen Blattgebilden umhüllt, den sogenannten Tegmenten; im letzteren Falle dagegen kommt die Knospe sehr häufig durch Nutation des sie tragenden Stengelteiles in eine nickende Stellung, und indem beim Durchbrechen des Bodens der gekrümmte Teil des Sprosses vorangeht, wird die Knospe in geschützter Lage einfach nachgezogen. Im Anschluß hieran ist die bei verschiedenen Meeresalgen (Polysiphonia-Arten, Helicothamnion u. a.) zu beobachtende Einrollung der Scheitel zu erwähnen, die das Urmeristem gleichfalls in eine geschützte Lage bringt. Am notwendigsten ist der Schutz der Vegetationspunkte in jenen Organen der Pflanze, die zeitlebens im Erdreich verweilen, und deren Wachstum sich ausschließlich in diesem Medium vollzieht. Das sind vor allem die typischen Wurzeln, deren Vegetationspunkte bei dem Mangel an knospenbildenden Seitenorganen gewissermaßen auf Selbstschutz angewiesen sind; sie erreichen diesen in sehr vollkommener Weise durch Bildung von resistenten Wurzelhauben, durch die das an Stengeln und Blättern oberflächlich gelegene Urmeristem in das Innere des Organes versetzt wird.

II. Das Urmeristem.

Das ursprünglichste, im wahren Sinne des Wortes primordiale Bildungsgewebe ist das Urmeristem, weil es für das gesamte Organ, für Stengel, Blatt oder Wurzel, die Bausteine liefert. Dieser allgemeinen Funktion nach zeigen sich im anatomischen Bau des Urmeristems noch keinerlei Differenzierungen, die zum Zwecke der Ausbildung bestimmter anatomisch-physiologischer Gewebesysteme eingeleitet würden. Die vorhandenen Ungleichheiten, welche die Größe, Gestalt und Anordnung der einzelnen Meristemzellen betreffen, haben nur auf den entwickelungsgeschichtlichen Zusammenhang dieser Zellen Bezug; sie werden ausschließlich bedingt durch die Art und Weise, wie die Abscheidung neuer Gewebselemente seitens des Urmeristems vor sich geht. Die Zellteilungen, welche diese Vorgänge begleiten, vollziehen sich mit größerer oder geringerer Regelmäßigkeit, sie sind leichter oder schwerer übersehbar, und auf ihr Studium haben seit den grundlegenden Untersuchungen Nägelis[4]) zahlreiche Forscher Fleiß und Mühe verwendet.

A. Randzellen und Scheitelzellen[5]).

Die Verteilung und Anordnung des Meristems hängt von der Form und dem Wachstum des betreffenden Pflanzenkörpers oder Pflanzenorganes ab. Handelt es sich z. B. um das Wachstum einer mehr oder weniger kreisförmigen Zellfläche, dann bilden die ringsum befindlichen Randzellen, die sämtlich unter sich gleichwertig und von gleichem Wachstumsvermögen sind, das Urmeristem. Die parallel zur Umrißlinie der Zellfläche sich teilenden Randzellen rücken im Laufe des Wachstums sukzessive nach außen vor und erscheinen so als die Endzellen von fächerförmig ausstrahlenden Zellreihen. So wächst z. B. der Thallus von Melobesia (Fig. 9). Lassen wir in Gedanken eine solche Zellfläche um eine Längs- oder Querachse rotieren, so erhalten wir einen kugelförmigen Zellkörper, dessen oberflächlich gelegene Zellen sein allseitig gleichmäßiges Wachstum vermitteln und in ihrer Gesamtheit das Urmeristem

es Körpers vorstellen. Auch hier kommt es natürlich zur Bildung von Zellihen, die strahlenförmig von innen nach außen verlaufen.

Eine andere, mehr der minder lokalisierte Anrdnung des Urmeristems ommt zustande, wenn ie betreffende Zellfläche der der Zellkörper nach iner bestimmten Richtung in ein rascheres Wachsım zeigt, wenn, mit aneren Worten, Längen- und reitenwachstum differenert sind. Die Randzellen esitzen in diesem Fall in ungleiches Wachstumsermögen; die am Vorderande liegenden wachsen nd teilen sich rascher, ie bilden die Scheitelregion nd vermitteln das Schei-

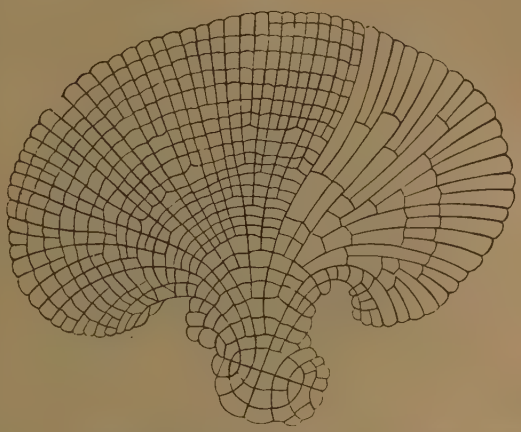


Fig. 9. Melobesia Lejolisii (Floridee). Nach Rosanoff und Sachs. (Sachs, Vorlesungen.)

elwachstum des in die Länge wachsenden Pflanzenteiles. Auch beim Scheitelwachstum können die Zellreihen bogenförmig gegen die Oberfläche des Scheitels divergieren, wobei dann die Randzellen nicht weiter ausgezeichnet sind (Fig. 10). Viel häufiger ist aber der Verlauf der Zellwände im Urmeristem ein derartiger, daß eine bestimmte Randzelle als einzige Initialzelle des Vegetationspunktes erscheint, von der sich alle übrigen Zellen des Urmeristems genetisch ableiten lassen. Diese Urmutterzelle nimmt den Scheitel des Vegetationspunktes ein und wird deshalb als Scheitelzelle bezeichnet. In anderen Fällen zwingt aber die Anordnung der Zellwände des Urmeristems zur Annahme einer Mehrzahl von scheitelständigen Initialzellen. Eine solche Scheitelzellgruppe, die aus zwei bis mehreren Initialzellen bestehen kann, weist natürlich hinsichtlich der Zellteilungsvorgänge viel größere Komplikationen auf als eine einzige Scheitelzelle. Doch muß bereits an dieser Stelle betont werden, daß der Unterschied

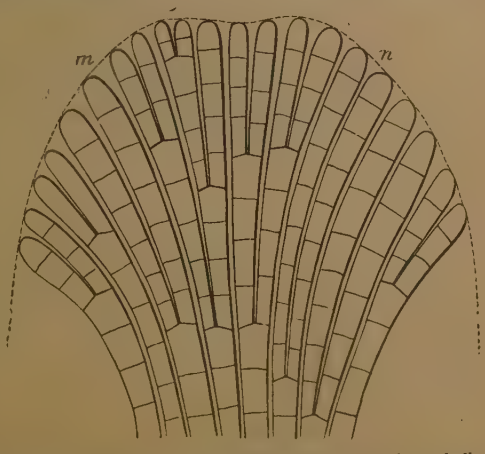


Fig. 10. Thallusspitze von Stypopodium atomarium, halbschematisch: die in Wirklichkeit zum Gewebe verbundenen Zellreihen sind als getrennte Fäden dargestellt. Nach Nägeli und Schwendener.
(Nägeli und Schwendener, Mikroskop.)

zwischen Scheitelwachstum mit einer Scheitelzelle und solchem mit mehrere Initialzellen schon aus phylogenetischen Gründen kein prinzipieller sein kan Aufgabe der entwickelungsgeschichtlichen Forschung ist es, das Gemeinschaf liche in jenen verschiedenen Arten des Scheitelwachstums aufzudecken und da Vorhandensein von Übergängen nachzuweisen.

B. Vegetationspunkte mit einer Scheitelzelle.

Das Scheitelwachstum geht bei verschiedenen Algen, den Moosen und de meisten Pteridophyten derart vor sich, daß von der einzigen Scheitelzelle nac bestimmten Intervallen Tochterzellen abgeschnitten werden, die sogenannte Segmente, welche, sich weiter teilend, das vielzellige Urmeristem aufbaue Die um das abgeschnittene Segment verkürzte beziehungsweise verkleinert Scheitelzelle regeneriert sich durch Wachstum, bis sie die anfängliche Grö wieder erreicht hat und nun einen neuen Teilungsschritt eingeht [6]).

Im einfachsten Falle, wie ihn Fig. 11 darstellt, teilt sich die Scheitelzel durch sukzessive Querwände, durch welche ebenso viele reihenförmig überei anderliegende Segmente gebildet werden. D genetisch aufeinanderfolgenden Segmentwänd sind in der Figur mit römischen Ziffern (*I, I III, IV*) bezeichnet. Jedes Segment wird bal darauf durch eine gleichfalls horizontale Wan in eine obere und untere Gliedhälfte zerleg diese Querwände sind in der Figur arabisc beziffert. In den Gliedhälften stellen sich seh bald Längswände ein, wodurch es zunächst zu Quadrantenbildung und späterhin zur Differe zierung von peripheren und zentralen Zelle kommt. Diese teilen sich dann wieder meh mals durch Querwände. Jedes Segment wir derart, ohne ein nennenswertes Wachstum z zeigen, zu einem vielzelligen Gewebestück, da aus dem meristematischen bald in den Daue zustand übergeht. So wie der Hauptast ver halten sich auch die Seitenzweige, die scho frühzeitig als seitliche Ausstülpungen der Scheitelzelle angelegt werden. Solch stets nur nach einer Richtung des Raumes sich teilende Scheitelzellen komme bei verschiedenen Algengattungen (Sphacelaria, Chaetopteris, Cladostephus, Stypo caulon usw.) vor.

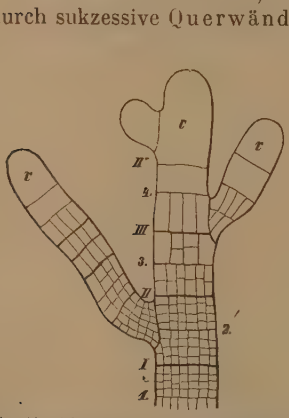


Fig. 11. Thallusast von Sphacelaria scopaia mit Seitenzweigen. *v* Scheitelzelle. *I, II, III, IV* die sukzessiven Segmentwände. *1, 2, 3, 4* die ersten in den Segmenten auftretenden Querwände.

Häufiger und mannigfaltiger sind jene Fälle, in denen sich die Scheitelzell durch schiefe Segmentwände, also nach verschiedenen Richtungen des Raume teilt. Die Scheitelzelle erscheint dadurch in das übrige Gewebe des Urmeristem bald mehr, bald weniger tief eingesenkt. Bei verschiedenen Lebermoosen (Metz geria, Aneura, Symphyogyna), ferner am Stammscheitel von Salvinia, Azoll usw. treten alternierend nach rechts und links geneigte Wände auf, wodurch zwei Segmentreihen gebildet werden. Die Abbildungen Fig. 12 *A* und *B* zeige eine solche »zweischneidige« Scheitelzelle mit ihren sich teilenden Segmente

n der Längsschnitts- und in der Oberflächenansicht. Bei den Laubmoosen, den igentlichen Farnen und den Equisetaceen teilt sich die Scheitelzelle durch schiefe Wände nach drei verschiedenen Richtungen des Raumes, so daß die Scheitelzelle einer dreiseitigen Pyramide mit nach oben gekehrter, konvexer Grundfläche gleicht. Die Teilungen treten in spiraliger Reihenfolge auf, und demgemäß sind auch die sukzessiven Segmente angeordnet. Da die Außenwand jedes Segmentes ungefähr ein Drittel des ganzen Umfanges der Vegetationsspitze einnimmt, so bilden die Segmente drei nach abwärts verlaufende Reihen. Die von der Scheitelzelle abgeschnittenen Tochterzellen teilen sich bald weiter, und, wie aus der nebenstehenden Abbildung Fig. 13 hervorgeht, es kommt bei Equisetum zunächst zur Bildung von Wänden, die mit den ursprünglichen Segmentwänden parallel laufen. Dann treten radiale Wände auf, welche die Segmente in zwei gleichwertige Hälften teilen. Die Ermittelung aller späteren Teilungen macht dem Beobachter bereits große Schwierigkeiten. — Bei den Wurzeln der Schachtelhalme, Farnkräuter und einiger Monokotylen komplizieren sich, wie Nägeli und Leitgeb gezeigt haben, die Teilungen der dreiseitig pyramidalen Scheitelzelle dadurch, daß sie nicht nur wie beim Sprosse durch schiefe Wände Segmente bildet, die zum Aufbau des Wurzelkörpers dienen, sondern auch noch Querteilungen eingeht, durch die Segmente abgeschnitten werden, welche zum Aufbau eines lokalen Schutz- und Hilfsapparates, der Wurzelhaube, bestimmt sind. Jedes derart abgeschnittene Segment bedeckt kappenförmig die Scheitelzelle,

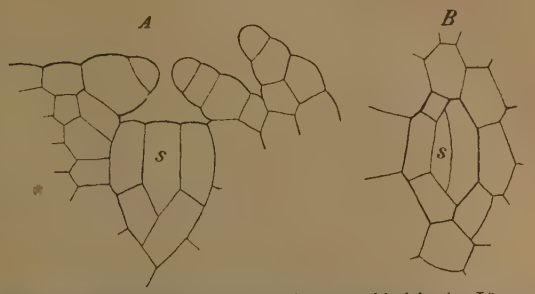


Fig. 12. *A* Stammscheitel von Symphyogyna rhizoloba im Längsschnitt. *s* Scheitelzelle. *B* Scheitelansicht eines jungen Sproßscheitels von Symphyogyna sinuata; nach Leitgeb.

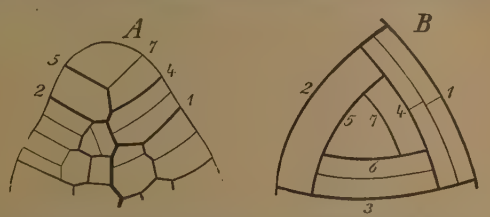


Fig. 13. Stammscheitel von Equisetum, *A* Längsschnitt, *B* Scheitelzelle mit den jüngsten Segmenten von oben; 1—7 die sukzessiven Hauptwände der Segmente. Nach Nägeli und Schwendener. (Nägeli und Schwendener, Mikroskop.)

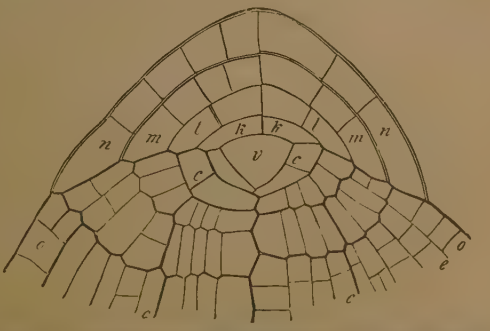


Fig. 14. Längsschnitt durch das Wurzelende von Pteris hastata; *v* Scheitelzelle, *k*—*n* die sukzessiven Kappen der Wurzelhaube, *o*—*o* Protoderm. Nach Nägeli und Leitgeb. (Sachs, Lehrbuch.)

und aus den ineinandergeschachtelten Zellkappen besteht eben die Wurzelhaub (Fig. 14). Die Segmentbildung verläuft in der Regel derart, daß nach je dr schiefen Wandungen eine Querwand gebildet wird.

Eine vierseitig pyramidale Scheitelzelle besitzen die Keimachsen und junge Wurzelträger gewisser Selaginellen (Selaginella Martensii).

Nicht immer zeigen die Scheitelzellen einer und derselben Vegetationsspitz eine konstante Form und denselben Teilungsmodus. So ist z. B. die Scheitelzell der Seitensprosse von Selaginella Martensii nach den Untersuchungen Treub zunächst vierseitig und wandelt sich später in eine dreiseitig pyramidale ode eine zweischneidige Scheitelzelle um. Der Wechsel zwischen den beiden letzt genannten Scheitelzellformen findet an älteren Vegetationsspitzen ohne jed Regelmäßigkeit statt; es genügt das Auftreten einer schrägen Segmentwand um eine zweischneidige in eine dreiseitig pyramidale Scheitelzelle umzuwandeln Bei der Entstehung eines Stammscheitels an der meristematischen Blattspitz von Adiantum Edgeworthi geht nach Goebel aus der zweischneidigen Scheitel zelle des Blattes durch eine entsprechende Teilung direkt die dreiseitig pyra midale Scheitelzelle des Stammscheitels hervor. Wenn sich bei gewissen Farne (Asplenium esculentum, Platycerium alcicorne) die Wurzelspitze in einen Stamm scheitel umwandelt, so wird dieser Vorgang nach Rostowzew damit eingeleitet daß die dreiseitig pyramidale Scheitelzelle der Wurzel aufhört, nach außen Segmente für die Wurzelhaube abzugliedern. So tritt uns schon bei den Pteri dophyten ein Verhalten entgegen, das an den Vegetationsspitzen der Phanero gamen in noch höherem Maße zu beobachten ist: daß nämlich ein bestimmter Wachstumsmodus, mit einer bestimmten Form und Gruppierung der Initialzellen für eine bestimmte Pflanze oder auch nur für einen bestimmten Sproß kein konstante Erscheinung ist.

C. Vegetationspunkte mit mehreren Scheitelzellen [7]).

Damit eine bestimmte Urmeristemzelle des Vegetationspunktes unbestritten als Scheitelzelle gelten könne, muß sie — wie sich aus dem Begriffe der Scheitel zelle von selbst ergibt — während der ganzen Dauer des Scheitelwachstums ihren Ort in der Krümmung der Sproßspitze und ihre Teilungsfähigkeit bei behalten. Es sind nun dreierlei Zellgruppierungen denkbar, die dieser An forderung Genüge leisten:

1. Die Scheitelzellen treten nebeneinander, d. h. in gleicher Höhe, auf sie müssen auf medianen Längsschnitten unmittelbar an die Mittellinie grenzen und in der Horizontalprojektion um die Achse oder, was dasselbe ist, um das Zentrum der Scheitelkuppe gruppiert sein. Das von jeder Scheitelzelle ab stammende Meristemgewebe bildet entsprechende Längsstreifen.

2. Die Scheitelzellen treten übereinander, d. h. etagenförmig geschichtet auf; sie liegen auf medianen Längsschnitten in der Mittellinie und nehmen, von oben gesehen sich gegenseitig deckend, natürlich das Zentrum der Scheitelkuppe ein. Die unterste dieser Scheitelzellen bildet einen axilen Meristemstrang, den innersten Kern der Vegetationsspitze; die übrigen Scheitelzellen dagegen erzeugen mantelförmige Meristemschichten, die den axilen Gewebekörper schalenartig um hüllen. Jede dieser Meristemschalen wächst also mit einer eigenen Scheitelzelle

3. Die Scheitelzellen treten nebeneinander und übereinander auf, jede Etage besteht also aus mehreren Initialzellen, welche selbstverständlich die unter 1. erwähnte Bedingung erfüllen müssen. Wie sich bei dieser Gruppierung, die eine Kombination der Fälle 1. und 2. ist, die von jeder Initiale abstammenden Meristemschichten anordnen, braucht wohl nicht näher auseinandergesetzt zu werden. Nur so viel sei noch erwähnt, daß nur die durch die Etagenanordnung der Scheitelzellen bedingte Sonderung der Meristemschichten häufig auch noch in größerer Entfernung vom Scheitel deutlich erkennbar ist.

Jede dieser drei Hauptgruppierungen der Scheitelzellen läßt mannigfache Variationen zu, die nunmehr durch Anführung einiger Beispiele erläutert werden sollen.

Den einfachsten Fall des Nebeneinanderliegens der Scheitelzellen hat Strasburger für die Sproßspitze von Selaginella Wallichii beschrieben. Hier treten bloß zwei zu einem Doppelkeile verbundene Scheitelzellen auf, die schmale, rechteckige Scheitelflächen besitzen, und deren breite dreieckige Seitenflächen senkrecht zur Dorsiventralitätsebene des Stengels orientiert sind. Die Teilungen dieser Scheitelzellen gehen derart vor sich, daß vier Segmentreihen gebildet werden. Die eine Scheitelzelle baut so die rechte, die andere die linke Flanke des dorsiventralen Stengels auf.

Vier um das Zentrum der Scheitelkuppe gelagerte Initialzellen hat Schwendener zunächst für die Marattiaceenwurzel beschrieben. Man sieht auf dem Längsschnitte je eine Scheitelzelle rechts und links von der Medianlinie liegen. Durch perikline Wände werden von diesen beiden Zellen einerseits Segmente für die Wurzelhaube, andererseits solche für den Wurzelkörper abgeschnitten; außerdem werden durch entsprechende Längsteilungen auch seitliche Segmente gebildet. Die Deszendenten der vier Scheitelzellen ordnen sich in vier Quadranten an, die durch etwas stärkere und durchgehende Wände voneinander abgegrenzt sind[8]).

Schwendener gibt auch für die Stammspitze der Coniferen (Laubsprosse von Juniperus communis, Keimpflanzen von Pinus inops, P. Laricio, P. silvestris und Abies alba) vier im Zentrum der Scheitelkuppe zusammenstoßende Scheitelzellen an. Eine einzige, dreiseitig pyramidale Scheitelzelle, deren konstantes Auftreten von Dingler behauptet wurde, scheint nur ausnahmsweise vorhanden zu sein.

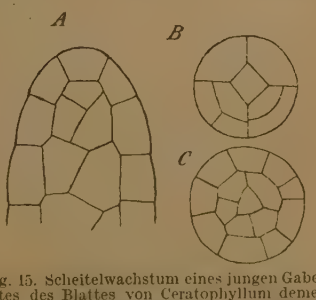


Fig. 15. Scheitelwachstum eines jungen Gabelastes des Blattes von Ceratophyllum demersum. *A* Längsschnittansicht, *B* Oberflächenansicht, *C* optischer Querschnitt durch einen Gabelast mit der unteren Scheitelzelle.

Wenn wir nun zu der zweiten Art der Gruppierung, zu den übereinander gelagerten Scheitelzellen übergehen, so läßt sich der einfachste hierher gehörige Fall, nämlich das Vorkommen von nur zwei Scheitelzellen, an den Spitzen der Gabeläste des ganz jungen Blattes von Ceratophyllum demersum beobachten (Fig. 15). Meinen Untersuchungen zufolge besitzt die obere dieser beiden Scheitelzellen die Gestalt einer stark abgestutzten 3—4seitigen Pyramide mit konvexer Grundfläche. Wenn sie vierseitig ist, so zeigt sie gewöhnlich eine derartige

Orientierung, daß von den vier Segmentreihen zwei nach vorne und zwei nach hinten stehen (Fig. 15 *B*). In den Segmentzellen treten nur antikline und niemals perikline Wandungen auf, so daß der aus ihnen entstehende Gewebemantel bloß aus einer einzigen Zellschicht besteht: es ist dies jene äußerste Meristemlage, aus welcher später das Hautgewebe hervorgeht, und die deshalb von Hanstein als Dermatogen bezeichnet wurde. — Die unter der oberen Initialzelle gelegene zweite Scheitelzelle ist von 3—4seitig pyramidaler Gestalt und teilt sich in ähnlicher Weise durch schiefe Wände, wie die Scheitelzelle eines Farn- oder Schachtelhalmsprosses (Fig. 15 *A*, *C*). Jedes Segment wird durch eine annähernd radiale Längswand in zwei nicht ganz gleich große Tochterzellen geteilt. Die weiteren Teilungsvorgänge führen zur Bildung eines vom »Dermatogen« umhüllten Meristemkörpers, aus welchem alle Dauergewebe des Blattzweiges, mit Ausnahme der Epidermis, hervorgehen.

In der Scheitelregion des ganz jungen Axillarsprosses von Ceratophyllum demersum komplizieren sich nach meinen Beobachtungen die Vorgänge des Scheitelwachstums dadurch, daß hier drei etagenförmig übereinander gelagerte Scheitelzellen vorhanden sind (Fig. 16). Die oberste liefert wie beim Blatt einen einschichtigen Meristemmantel, und ebenso die mittlere. Doch treten später bei zunehmender Erstarkung des Scheitels in diesem zweiten Meristemmantel neben den antiklinen auch perikline Wände auf, so daß die Deszendenten der mittleren Scheitelzelle schließlich mehrere Lagen bilden. Die dritte, unterste Scheitelzelle endlich teilt sich durch schiefe Wandungen und bildet einen axilen Meristemkörper.

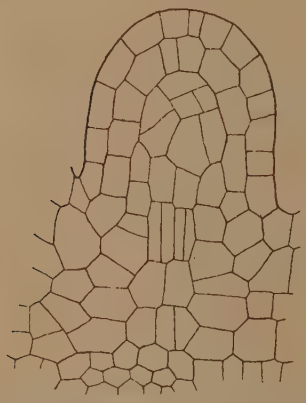


Fig. 16. Axiler Längsschnitt durch einen jungen Axillarsproß von Ceratophyllum demersum.

Was die dritte Art des Aufbaues der Initialgruppe, das Vorkommen von neben- und übereinander befindlichen Scheitelzellen, betrifft, so sind zwar die hierher gehörigen Fälle wegen der großen Schwierigkeiten der Untersuchung noch nicht bis ins einzelne Detail der Zellteilungsvorgänge bekannt, allein es ist in hohem Grade wahrscheinlich, daß dieser Modus des Scheitelwachstums bei den Angiospermen ein sehr verbreiteter ist[9]).

Übrigens kann es als sicher angenommen werden, daß bei den Phanerogamen die Art des Scheitelzellwachstums nicht nur bei einer bestimmten Pflanzenart, sondern sogar bei ein und demselben Sproß verschiedenen Schwankungen unterworfen ist. Die Keimachse verhält sich oft anders als eine später entstandene Seitenachse, und diese wieder kann gleich nach ihrer Entstehung eine andere Gruppierung der Zellen am Scheitel zeigen als später, wenn sie schon älter ist. Derartiges läßt sich, wie oben erwähnt, bisweilen schon bei den Pteridophyten beobachten. Die einander so vielfach widersprechenden Angaben über das Scheitelwachstum der Phanerogamen sind offenbar großenteils auf diesen Umstand zurückzuführen.

Im Anschluß an die vorstehende Darstellung des Scheitelwachstums mit mehreren Scheitelzellen ist hier noch in Kürze die von Hanstein durchgeführte Gliederung der Vegetationsspitze der Angiospermen zu besprechen[10]). Hanstein nimmt eine strenge Sonderung des Urmeristems in drei Histogene an: den innersten, axilen Gewebestrang, dessen Zellen meist parallel zur Achse gestreckt sind, nennt er Plerom; es wird umhüllt von einem Gewebemantel, der gewöhnlich aus mehreren regelmäßig konzentrischen Zellagen besteht; die Zellen sind von isodiametrischer Gestalt; dies ist das Periblem. Nun folgt noch ein zweiter, äußerer Meristemmantel, aus einer einzigen Zellage bestehend, den wir bereits oben als Dermatogen kennen gelernt haben. Jedes dieser drei gesonderten Histogene besitzt in der Scheitelregion eine oder mehrere Initialzellen; letzteres ist der gewöhnlichere Fall.

An den Sproßscheiteln der Phanerogamen läßt sich nun diese Gliederung des Urmeristems bisweilen deutlich beobachten; ein oft erwähntes Beispiel ist die Vegetationsspitze von Hippuris vulgaris (Fig. 17). Das Dermatogen grenzt sich hier gegen die Zelllagen des Periblems sehr scharf ab. Auch die Grenze zwischen Periblem und Plerom, welch letzteres oft nur mit einer einzigen Initiale endigt, ist deutlich ausgesprochen. Auch für andere Fälle trifft die Hansteinsche Gliederung unzweifelhaft zu. Sicher nachgewiesen ist sie von Herrig für Elodea canadensis und densa, Galium rubioides und Honckenya peploides.

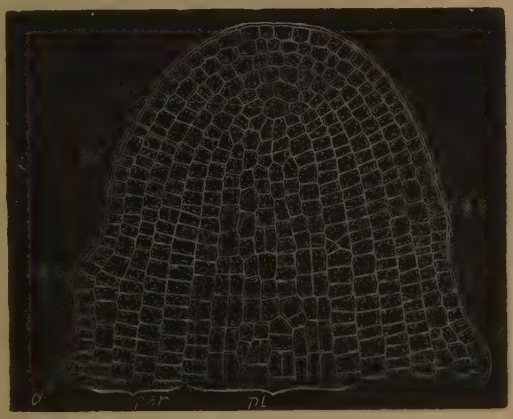


Fig. 17. Längsschnitt durch den Vegetationspunkt von Hippuris vulgaris; *d* Dermatogen, *per* Periblem, *pl* Plerom, *i* Plerominitiale, b, b^1, b^2, b^3 die sukzessiven Blattanlagen. Nach Warming. (Schenk, Handbuch der Botanik.)

Vom Standpunkte der oben vorgetragenen Schilderung des Scheitelwachstums mit mehreren Scheitelzellen ist die Hansteinsche Gliederung der Vegetationsspitze als eine Zusammenfassung verschiedener Einzelfälle des Scheitelwachstums anzusehen, welche bestimmte Eigentümlichkeiten gemein haben, und die wir ungezwungen in die oben sub 2. und 3. beschriebenen Arten des Scheitelwachstums einreihen können. Ein dem Hansteinschen Schema entsprechender Bau des Urmeristems wird nämlich stets zustande kommen: 1. sobald die Scheitelzellen mindestens 3 Etagen bilden, wobei aber jede Etage aus einer oder mehreren nebeneinander gelagerten Scheitelzellen bestehen kann; 2. wenn überdies die Deszendenten der obersten Scheitelzelle oder Scheitelzellgruppe bloß eine einzige Meristemzellage herstellen. — Die oben beschriebene Scheitelregion des jungen Axillarsprosses von Ceratophyllum demersum mit ihren drei übereinander befindlichen Scheitelzellen darf deshalb als einfachstes Beispiel der Gliederung des Vegetationspunktes in Plerom, Periblem und Dermatogen gelten.

Eine allgemeine Bedeutung kann natürlich diese Gliederung nicht beanspruchen; denn die Mannigfaltigkeit des Scheitelwachstums mit mehreren Initialzellen bewegt sich innerhalb viel weiterer Grenzen. Es sind auch seit den Untersuchungen Hansteins nicht wenige angiosperme Pflanzen bekannt geworden, deren Sproß- oder Wurzelvegetationspunkte die Unterscheidung jener drei Histogene nicht zulassen. Bei Sproßscheiteln kommt es nicht selten vor, daß zwar ein scharf differenziertes Dermatogen die Scheitelkuppe überzieht, wogegen aber das Plerom und Periblem gemeinschaftliche Initialzellen aufweisen,

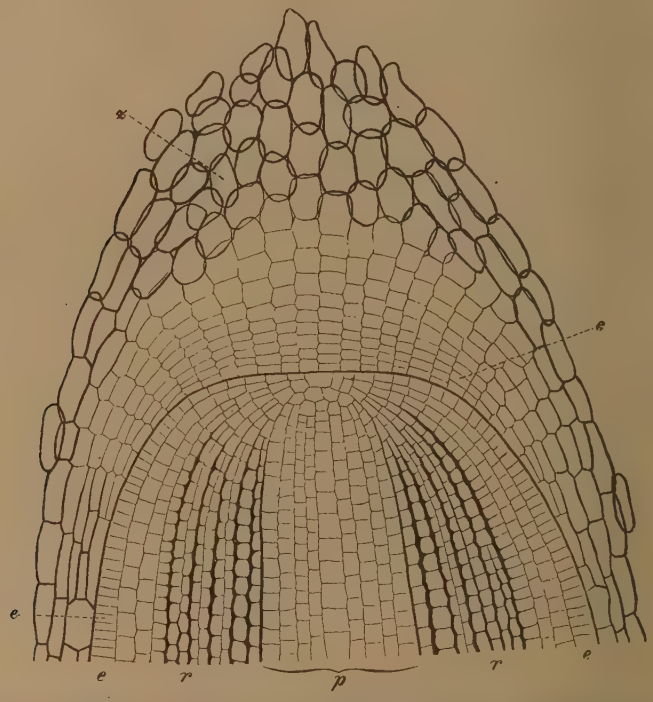


Fig. 18. Längsschnitt durch die Wurzelspitze von Eriophorum vaginatum. *z* ältere, sich isolierende Zellen der Wurzelhaube, *c* Calyptrogen, *e* Protoderm, *r* Rinde (Periblem), *p* Zentralstrang (Plerom); Protoderm und Rinde besitzen eine gemeinschaftliche Initiale.

also keine gesondert wachsenden Histogene sind. An den Wurzelspitzen läßt sich auch oftmals die genetische Zusammengehörigkeit von Dermatogen und Periblem beobachten. In Fig. 18 z. B., die einen radialen Längsschnitt durch die Wurzel von Eriophorum vaginatum darstellt, sieht man auf das deutlichste, daß jene beiden Histogene von einer einzigen Scheitelzelle abstammen, in deren Segmenten erst durch perikline Wände die Differenzierung in Periblem und Dermatogen eingeleitet wird.

Eine spezielle Betrachtung erfordern zum Schlusse noch die mit mehreren Scheitelzellen wachsenden Wurzelvegetationspunkte[11]), da diese

wegen ihrer genetischen Beziehungen zur Wurzelhaube verschiedene Komplikationen zeigen.

Wie wir oben gesehen haben, schließt sich die mit vier nebeneinander gelagerten Scheitelzellen wachsende Marattiaceenwurzel hinsichtlich der Haubenbildung unmittelbar an die Wurzeln der echten Farne und der Schachtelhalme an: die Scheitelzellen übernehmen als Nebenfunktion auch die Bildung der Wurzelhaube und teilen sich dementsprechend von Zeit zu Zeit durch perikline Wände. So einfach können aber die Verhältnisse nicht bleiben, wenn über- und nebeneinander befindliche Initialzellen vorhanden sind, — der bei den Phanerogamenwurzeln gewöhnliche Fall. Um über die Mannigfaltigkeit der hierdurch bedingten Beziehungen des Urmeristems zur Wurzelhaube eine klare Orientierung zu gewinnen, ist es notwendig, sich stets zu vergegenwärtigen, daß die Haube eine im Laufe der phylogenetischen Entwickelung allmählich erworbene Anpassungserscheinung ist. Sie ist ein mechanischer Hilfs- und Schutzapparat der Wurzelspitze und enthält überdies in ihrem Innern gewöhnlich das Perzeptionsorgan zur Wahrnehmung des Schwerkraftreizes seitens der Wurzel. Wir müssen demnach die obenerwähnten Beziehungen des Urmeristems der Wurzeln zur Haubenbildung als etwas zum Scheitelwachstum der Wurzeln sekundär Hinzugekommenes betrachten, und nur von diesem Gesichtspunkt aus gewinnen wir einen einheitlichen Überblick über die Mannigfaltigkeit der hierher gehörigen Erscheinungen.

Mit Rücksicht auf die Entwickelungsgeschichte der Haube lassen sich auf Grund der Untersuchungen von Hanstein, Reinke, Janczewski, Eriksson, Flahault, Treub, van Tieghem und Douliot, Schwendener u. a. folgende sechs Typen des Baues der Phanerogamen-Wurzelspitzen aufstellen. Inwieweit die Angaben dieser Forscher einer Richtigstellung bedürfen, soll nach der Charakteristik dieser sechs Typen erörtert werden.

1. Die Wurzelhaube entsteht aus einem eigenen Bildungsgewebe, dem Calyptrogen, welches zum eigentlichen Wurzelkörper in keinerlei genetischen Beziehungen steht. Das Urmeristem der Wurzelspitze erscheint demnach von der Haube und ihrem Bildungsgewebe scharf abgegrenzt. Man kann sich die letzteren von der Wurzelspitze vollständig abgehoben denken, ohne daß die beiden getrennten Teile irgendwie verletzt erscheinen würden. Diese genetische Unabhängigkeit der Haube von dem Wurzelkörper läßt sich bei den Gramineen, Cyperaceen, Juncaceen, Cannaceen u. a. beobachten (Fig. 18).

2. Das Bildungsgewebe der Wurzelhaube läuft rückwärts vom Scheitel des Wurzelkörpers in das Protoderm (Dermatogen) aus. Oder mit anderen Worten: die Protodermschicht spaltet sich nach der Spitze der Wurzel hin zunächst in zwei, dann in drei und mehrere Zellagen, von welchen die innerste stets das Protoderm ergänzt, während die äußeren Lagen als ineinander geschachtelte Kappen zur Wurzelhaube gehören. Von Eriksson wurde dieses Bildungsgewebe, seiner genetischen Beziehungen zur Haube und zum Protoderm halber, als »Dermocalyptrogen« bezeichnet. Nach einer anderen Auffassung dagegen ist die Wurzelhaube, so weit es sich um diesen Typus handelt, nichts anderes als das Produkt einer Protodermwucherung. Es unterliegt keinem Zweifel, daß diese letztere Auffassung, welche bereits von Hanstein vertreten wurde, dem historischen Vorgange der Erwerbung einer Wurzelhaube in höherem

Grade Rechnung trägt, als die Annahme eines Dermocalyptrogens. Zu dieser Typus gehört die Mehrzahl der Dikotylenwurzeln; genauer bekannte Beispiele sind: Helianthus annuus (Fig. 19), dessen eingehende Untersuchung wir Reinke verdanken, Fagopyrum, Brassica, Sinapis, Salix, Linum, Cyclamen, Lysimachia u. a.

3. An der Bildung der Wurzelhaube beteiligen sich außer dem Protoderm auch noch die angrenzenden Rindenzellschichten. Wenn man daher das aus gebildete Protoderm gegen den Scheitel zu verfolgt, so gelangt man nicht an die Innengrenze der Wurzelhaube, wie im vorigen Falle, sondern mehr oder weniger tief in diese hinein. Zu betonen ist aber, daß nur die äußere Partie der Rinde (des Periblems) zur Bildung der Wurzelhaube beiträgt. Hierher gehören nach Flahault Cercis Siliquastrum, Gymnocladus canadensis, Juglans regia.

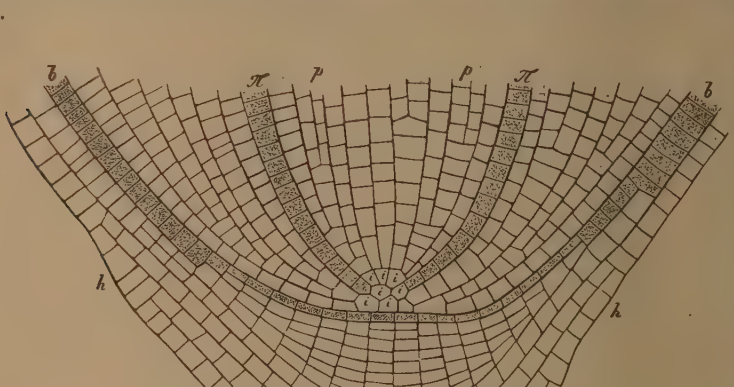


Fig. 19. Längsschnitt durch die Vegetationsspitze der Keimwurzel von Helianthus annuus; *h—h* Wurzelhaube, *b—b* Protoderm, *π—π* Pericambium, *p—p* Plerom. Nach Reinke. (Sachs, Lehrbuch.)

4. Der Bildungsherd der Wurzelhaube ist noch tiefer gelegen, als bei vorigen Typus: während nämlich das Protoderm ungeteilt bleibt, ist die ganze Rinde am Aufbau der Wurzelhaube beteiligt. So bei Acacia, Mimosa, Tamarindus, Caesalpinia, Lupinus. Auch die Gymnospermenwurzeln sind an dieser Stelle zu erwähnen.

5. Die Bildungsgewebe der Haube und des Wurzelkörpers sind zu einem gemeinsamen Initialzone, einem »Transversalmeristem«, vereinigt, dessen Zellreihen sich einerseits in der Wurzelhaube verlieren und andererseits mehr oder weniger tief in den Wurzelkörper eindringen. In den ausgesprochensten Fällen geht aus jenem gemeinschaftlichen Bildungsgewebe außer der Rinde auch der Zentralstrang der Wurzel (Periblem und Plerom) hervor. Das Protoderm, das bis zu der erwähnten Initialzone reicht, spaltet nach außen stets neue Zellschichten ab, die zur Regeneration der Wurzelhaube beitragen. Hierher gehören die Wurzeln von Pisum, Vicia, Cytisus, Acer, Lavatera, Foeniculum verschiedener Ranunculaceen u. a.

Wie beim vorigen Typus sind auch hier die Bildungsgewebe von Haube und Wurzelkörper zu einem einheitlichen Transversalmeristem verschmolzen. Der Unterschied liegt im Verhalten des Protoderms, welches, soweit es überhaupt ausgebildet ist, bei dem Aufbau der Wurzelhaube unbeteiligt bleibt. Der 6. Typus schließt sich daher dem 5. an, wie der 4. dem 3. Hierher gehören nach Treub und Flauhault die Liliaceen, Aspidistrieen, Ophiopogoneen usw. Genauer studierte Beispiele sind: Calla palustris, Anthericum ramosum, Allium.

Wenn man diese sechs Bau- und Wachstumstypen, vom ersten vorläufig abgesehen, der Reihe nach überblickt, so gewinnt man ein anschauliches Bild von den Veränderungen, welche die Wurzelspitze der Phanerogamen im Laufe der phylogenetischen Entwickelung allmählich erfahren hat, damit das Urmeristem des Scheitels in den Besitz einer schützenden Haube gelange. Im einfachsten Falle wird dieser Zweck durch eine Wucherung in der äußersten Zellschicht, im Protoderm erreicht (2. Typus). Bedeutungsvoller für den Bau der Wurzelspitze sind dann schon jene Fälle, in denen die zur Entstehung der Haube führende Gewebewucherung auch die darunterliegenden Rindenschichten erfaßt (3. und 4. Typus). Immer tiefer und tiefer dringt dann dieser Prozeß ins Innere des Wurzelkörpers vor; es kommt schließlich zur Ausbildung einer gemeinschaftlichen Initialzone für Haube und Wurzelkörper, wodurch sich die organische Verbindung und der entwickelungsgeschichtliche Zusammenhang dieser beiden am innigsten gestalten (5. und 6. Typus).

Die Berechtigung zur Aufstellung dieser sechs Typen sowie die daraus gezogenen Folgerungen betreffs der Entstehung der Wurzelhaube im Laufe der phylogenetischen Entwickelung sind aber in neuerer Zeit wieder zweifelhaft geworden. Die unter meiner und P. Claußens Leitung ausgeführten Untersuchungen von Tiegs und Rabbas haben ergeben, daß bei verschiedenen Leguminosen (Vicia villosa, Pisum sativum u. a.) und Ranunculaceen (Aconitum napellus, Nigella sativa und Delphinium elatum) die Keimwurzel, deren Entstehung von ihrer ersten Anlage an auf Mikrotomschnitten sorgfältig verfolgt wurde, sowie bei Helianthus und den Cruciferen ausschließlich durch perikline Teilungen im Dermatogen und in den »Schlußzellen« gebildet wird, die den Abschluß des Embryo gegen den Suspensor zu herstellen. Ein »Transversalmeristem« ist sonach nicht vorhanden, die Keimwurzeln der untersuchten Leguminosen und Ranunculaceen gehören dem 2. Typus an.

Es frägt sich jetzt, ob der Entstehungsmodus der Wurzelhaube, der für die junge Keimwurzel gilt, auch für ältere, noch im Wachstum begriffene, aber mehr oder minder erstarkte Hauptwurzeln Geltung besitzt. Tiegs ist auf Grund seiner Beobachtungen geneigt, diese Frage zu bejahen. Immerhin muß man mit der Möglichkeit rechnen, daß bei älteren, stärkeren Wurzeln jene Zellteilungen, die zur Bildung der Wurzelhaube führen, tiefer in das Innere der Wurzelspitze eindringen, als bei den jüngeren, schwächeren Wurzeln. Es ist mit anderen Worten nicht ausgeschlossen, daß ein und dieselbe Wurzel in ihren verschiedenen Altersstadien verschiedenen Typen angehört. Vielleicht beruht auf diesem Umstande der Widerspruch zwischen den zweifellos richtigen Angaben Tiegs' und Rabbas' und denen der älteren Forscher.

Wir haben jetzt noch den 1. Typus, der sich durch eine vollständige Unabhängigkeit der Haube vom Wurzelkörper kennzeichnet, etwas näher zu

betrachten. Auf welche Weise ist in diesem Falle die Wurzel in den Besitz einer Haube gekommen? Die Antwort hierauf erteilt uns die Entwickelungsgeschichte, indem sie auf die Vorgänge bei der Anlegung der Wurzeln zurückgeht. Bereits von Nägeli und Leitgeb wurden in dieser Hinsicht die Wurzelanlagen von Oryza sativa genau untersucht (Fig. 20 *A* und *B*). Es stellte sich heraus, daß in den ersten Entwickelungsstadien die Wurzelhaube aus zwei Zellen der innersten Rindenschicht (der Endodermis) hervorgeht, die durch das radiale Wachstum der Wurzelanlage nach außen geschoben werden; diese Rindenzellen teilen sich zuerst durch radiale und später auch durch tangentiale Wände und bilden sich so zur primären Wurzelhaube um. Diese wird später in der Weise ergänzt, daß die Endzelle der mittleren Zellreihe der Wurzelanlage sich verbreitert und durch eine ziemlich nahe der Außenfläche auftretende Querwand geteilt wird. Die äußere der beiden Tochterzellen wandelt sich nun allmählich durch entsprechende Teilungen und Wachstumsverschiebungen zur Kappe um, die sich der bereits vorhandenen Wurzelhaube, diese ergänzend, anschließt. Mit der Bildung dieser einen Kappe scheint die Neubildung der Haube aus dem Wurzelkörper auch abgeschlossen zu sein. Die Regeneration der Wurzelhaube geht von nun an von ihrer innersten Gewebeschicht aus, die sich zum »Calyptrogen« konstituiert.

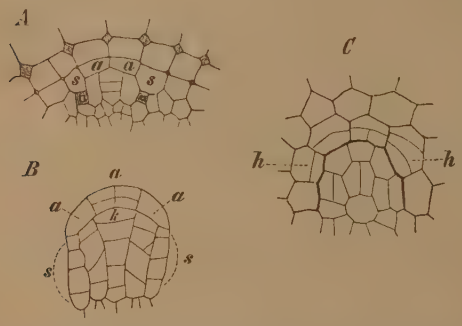


Fig. 20. *A* Querschnitt durch eine Wurzel von Oryza sativa mit der ersten Anlage einer Nebenwurzel; *saas* Zellen der innersten Rindenschicht, welche die junge Wurzelanlage umgeben und bedecken; aus den Zellen *aa* geht die primäre Wurzelhaube hervor. *B* Längsschnitt durch eine ältere Wurzelanlage, ohne die umgebenden Rinden- und Cambiumzellen gezeichnet; *ss* Basilarscheide; *aa* primäre Wurzelhaube; *k* die von der Endzelle der mittleren Reihe abgeschnittene primäre Kappenzelle. *C* Längsschnitt durch die Anlage einer Adventivwurzel des Stengels von Elodea canadensis; *hh* die den Wurzelkörper bedeckenden Rindenzellen, durch deren perikline Teilungen die Wurzelhaube entsteht. *A* und *B* nach Nägeli und Leitgeb.

Die entwickelungsgeschichtliche Tatsache, daß die Wurzelhaube wenigstens anfänglich aus zwei ihrer Entstehung nach gänzlich verschiedenen Teilen besteht, ist später von van Tieghem und Douliot für eine ganze Reihe von Familien nachgewiesen worden. Aus der Endodermis, eventuell auch den innersten Rindenzellagen der Mutterwurzel entwickelt sich jener äußere Haubenteil der Seitenwurzel, welchen van Tieghem »la poche« genannt hat; als »poche digestive« bezeichnet er sie, weil er annimmt, daß sie ein diastatisches Enzym absondert, das auf das Rindengewebe der Mutterwurzel lösend einwirkt und so der jungen Seitenwurzel den Weg nach außen bahnt. Der innere Haubenteil der Seitenwurzel, die sich im »Pericykel« (dem Pericambium) entwickelt, wird von der Wurzel selbst gebildet und von van Tieghem als »calyptre« bezeichnet. In den meisten Fällen besteht demnach die Wurzelhaube anfänglich aus der Tasche (poche) und der Calyptra. Später, wenn die Seitenwurzel weiter wächst, wird die Tasche abgestoßen, und die Haube besteht nur mehr aus der Calyptra. Bei den Cruciferen, Crassulaceen, vielen Caryophyllaceen, Chenopodiaceen, den Farnen usw. ist von allem Anfang an nur die Calyptra

vorhanden. Bei verschiedenen Wasserpflanzen dagegen, z. B. den Hydrocharideen, bei Lemna, Pontederia, Pistia, ist am Aufbau der Wurzelhaube ausschließlich die Tasche beteiligt, der Wurzelkörper bildet auch später keine Calyptra.

Die Wurzelhaube dient nicht nur zum Schutze des zarten Urmeristems der Wurzel, sie ist auch ein Bohrorgan beim Eindringen der Wurzel ins Erdreich und wird hierbei nicht nur durch ihre konische Form, sondern auch durch den Umstand sehr wesentlich unterstützt, daß die Wände bzw. die Mittellamellen ihrer ältesten, oberflächlich gelegenen Zellen gewöhnlich verschleimen. Die schlüpfrige Oberfläche der Haube erleichtert der wachsenden Wurzel in hohem Maße die Überwindung der Reibungswiderstände im Boden[12]). Bei Convallaria majalis und anderen Monokotylen ist von Heinrich Müller eine im Herbst eintretende Verkorkung (Metakutisierung) der äußersten Zellschicht der Wurzelhaube beobachtet worden, die nach Plaut auch bei einigen Holzgewächsen (Taxus, Fagus, Quercus, Alnus) vorkommt. Es handelt sich hier zweifellos um eine der so häufigen Abschlußeinrichtungen, die an überwinternden Organen in verschiedener Ausbildung auftreten.

Bei einer Anzahl von Glumifloren, die auf trockenem, sandigen Boden wachsen, wie Carex arenaria, Brachypodium pinnatum, Festuca gigantea, Spartina cynosuroides, Ammophila baltica, Elymus arenarius, sind die Zellen der Wurzelhauben nach W. Rasch mit mehr oder minder verdickten Wänden versehen, so daß von der Ausbildung eines »mechanischen Gewebes« gesprochen werden darf. Es wäre dem im IV. Abschnitte zu beschreibenden »Knorpelkollenchym« beizuzählen. Daß hier eine Anpassung an den erhöhten Bodenwiderstand vorliegt, steht außer Zweifel.

Endlich enthält die Wurzelhaube in ihrem axilen Teile, der »Columella«, auch die stärkeführenden Sinneszellen, die Statocysten, für den Schwerkraftreiz.

III. Die primären Meristeme.

In größerer oder geringerer Entfernung vom Scheitel differenziert sich das einheitliche Urmeristem bei allen höher entwickelten Pflanzen in mehrere distinkte Bildungsgewebe. Sie kennzeichnen zunächst nur den topographischen Unterschied zwischen Haut- und Binnengewebe, ferner den anatomischen Gegensatz von Stranggewebe und Grundparenchym; hinsichtlich der Funktion der aus ihnen hervorgehenden Dauergewebe geben sie aber so gut wie gar keinen Aufschluß.

Diese primären Bildungsgewebe oder Meristeme sind in ihrer Entstehung und Anordnung an keine bestimmte Art des Scheitelwachstums gebunden. Wir können sie deshalb ebensogut in Vegetationsspitzen mit nur einer Scheitelzelle beobachten, wie in solchen mit mehreren Initialzellen, sobald nur der anatomische Bau des ausgebildeten Organs die obenerwähnten histologischen Hauptunterschiede erkennen läßt. Die nachstehende, von mir vorgeschlagene Einteilung der primären Bildungsgewebe ist aus diesem Grunde von den Stämmchen der Laubmoose an bis zu den Sprossen der Dikotylen gleichmäßig durchführbar. Sie gilt ferner nicht nur für Stengelorgane; auch die Blätter und Wurzeln fallen ohne jegliche Einschränkung in ihren Bereich. — Fast immer lassen sich drei verschiedenartige primäre Bildungsgewebe unterscheiden[13]): diese sind:

1. Das Protoderm. Aus der peripheren Meristemzellage bestehend, stellt dieses Bildungsgewebe das primäre Hautgewebe des jugendlichen Organs im rein topographischen Sinne vor, ohne zugleich in anatomisch-physiologischer Hinsicht den Charakter eines Hautgewebes zu besitzen (Fig. 21 *p*). Selbst in späteren Entwickelungsstadien erlangt es diesen Charakter durchaus nicht in allen Fällen, da außer der Epidermis auch die wichtigsten Absorptionsgewebe aus dem Protoderm hervorgehen, und zuweilen auch mechanisches und Assimilationsgewebe denselben Ursprung zeigt.

Die entwickelungsgeschichtlichen Beziehungen des Protoderms zur Scheitelregion sind je nach dem Bau dieser letzteren verschieden. Wenn der Scheitel mit nur einer Scheitelzelle wächst oder mit mehreren nebeneinander befindlichen Initialzellen, dann werden früher oder später die Protodermzellen durch perikline Wände von den Segmenten der Scheitelzelle abgeschnitten. Sehr frühzeitig erfolgt auf diese Weise die Differenzierung des Protoderms in den Wurzelspitzen der Farne: nach dem Auftreten der Sextantenwände in den zum Wurzelkörper gehörigen Segmenten der Scheitelzelle wird jeder Sextant durch eine perikline Wand in eine innere und äußere Zelle geteilt; letztere teilt sich abermals durch eine perikline Wandung in zwei Zellen, von denen die äußere bereits die Protodermzelle vorstellt. Viel später dagegen differenziert sich das Protoderm in der Stammspitze der Equisetumarten. Hier gehen der Bildung dieses Meristems zahlreiche radiale, perikline und antikline Teilungen der Segmente voraus. Wenn die Vegetationsspitze mehrere etagenförmig übereinander gelagerte Scheitelzellen aufweist, so ist es, wie wir bereits oben gesehen haben, ein ungemein häufig vorkommender Fall, daß die von der obersten Scheitelzelle oder Scheitelzellgruppe abstammende Meristemlage einschichtig bleibt und so das Protoderm vorstellt. In diesem speziellen Falle deckt sich also der Begriff des Protoderms mit dem des Dermatogens: es bildet ein selbständiges Histogen. —

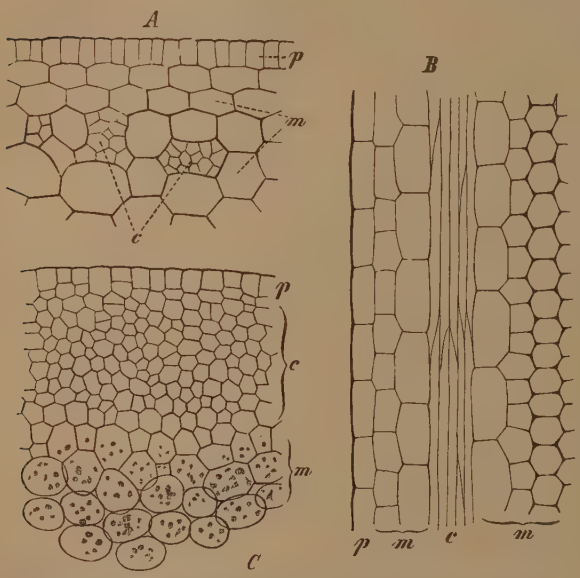


Fig. 21. Die primären Meristeme. *A* Teil eines Querschnittes durch ein sehr junges Blatt von Pandanus utilis (Blattoberseite). *B* Teil eines radialen Längsschnittes durch dasselbe Blatt. V. 400. *C* Teil eines Querschnittes durch den jungen Blattstiel von Asplenium foecundum. V. 125. In sämtlichen Figuren bedeutet *p* das Protoderm (dessen Zellen sich in *C* tangential teilen), *c* das Procambium, *m* das Grundmeristem (welches in *C* bereits zu chlorophyllführendem Parenchym wird).

n übrigen brauche ich kaum ausdrücklich zu betonen, daß der Begriff des rotoderms viel weiter ist, als der des Hansteinschen Dermatogens; der erere wurde von mir ohne Rücksicht auf den Bau der Scheitelregion aufgestellt; er letztere dagegen hat eine ganz bestimmte Gliederung des Scheitels zur oraussetzung.

Das Protoderm erscheint als äußerste Meristemzellage von den inneren ildungsgeweben bald mehr bald weniger scharf abgegrenzt. Je später es sich ifferenziert, desto undeutlicher wird infolge der wechselnden Höhe seiner Zellen iese Grenze; wenn es sich aber als »Dermatogen« bis über den Scheitel ertreckt, so erscheinen gewöhnlich seine inneren (periklinen) Zellwände auf Quernd Längsschnitten als eine sehr regelmäßige Zickzacklinie.

In den meisten Fällen beschränken sich die Zellteilungen im Protoderm auf ie Einschaltung radialer (antikliner) Wandungen. Seltener teilen sich die Zellen ieses Bildungsgewebes auch in tangentialer (perikliner) Richtung, so daß ein ehrschichtiges Gewebe zustande kommt. In diesem Falle handelt es sich teils m Herstellung einer mehrschichtigen Epidermis, teils um die Bildung anderer ewebearten oder lokaler Apparate.

2. Das Procambium ist ein Bildungsgewebe, das aus englumigen prosenhymatischen Meristemzellen besteht (Fig. 21 *c*). Aus ihm geht die Hauptmasse er Stranggewebe hervor, die in den ausgebildeten Organen der Pflanze zu eobachten sind: die Skelettstränge und die Gefäßbündel. Allein, so wie das rotoderm nicht immer nur zu Hautgewebe wird, so entwickeln sich aus dem rocambium nicht immer nur strangförmige Dauergewebe. Nach entsprechenden ellteilungen kann es sich zuweilen auch zu parenchymatischen Gewebearten usbilden.

Die Anordnung der Procambiummassen auf dem Querschnitte des jugendichen Organs entspricht natürlich der Anordnung, welche die ausgebildeten tranggewebe zeigen. Demgemäß tritt das Procambium häufig in isolierten ängsbündeln auf, wie z. B. in den Vegetationsspitzen so vieler Monokotylen, der es stellt einen einzigen zentralen Strang vor, wie in den meisten Wurzelpitzen, oder es bildet endlich einen Hohlzylinder, neben dem auch noch isolierte ündel in verschiedener Anordnung vorkommen.

Das Procambium entwickelt sich aus den Zellen des Urmeristems in der eise, daß in entsprechenden Längsreihen von meristematischen Mutterzellen ur noch verschieden orientierte Längswände auftreten. So entstehen zunächst leine prismatische Zellen mit typischen Querwänden. Sehr bald nehmen aber nfolge eintretenden Spitzenwachstums die Querwände eine schiefe Stellung an, nd die Zellenden erscheinen dachförmig oder pfriemenartig zugeschärft, wie ies für Prosenchymgewebe charakteristisch ist. — Die Längsteilung der Mutterellen eines Procambiumstranges erfolgt in der Regel um so früher, d. h. um o näher dem Scheitel, je größer der Querschnitt des ausgebildeten Stranges st; kleinere Procambiumbündel werden derart oft beträchtlich später angelegt ls große. — Hat sich das Procambium in der besprochenen Weise aus dem rmeristem herausdifferenziert, so dauern die Längsteilungen in ihm noch eine eitlang fort; Querteilungen sind viel seltener und jedenfalls nicht typisch. agegen erfolgen in den benachbarten Zellen des Grundmeristems die Teilungen leichmäßig nach allen Richtungen des Raumes, so daß die Procambium-

zellen sehr bald bedeutend länger sind, als die benachbarten Zellen des Grundmeristems. An dem Zustandekommen dieses beträchtlichen Längenunterschiedes sind die Procambiumzellen auch aktiv, durch selbständiges Spitzenwachstum, beteiligt.

Unter den primären Meristemen verharrt das Procambium gewöhnlich am längsten im Zustand eines Bildungsgewebes. In zahlreichen, zu Gefäßbündeln werdenden Procambiumsträngen der Gymnospermen und Dikotylen, und ausnahmsweise auch bei Monokotylen, werden gewisse Partien des Procambiums überhaupt niemals zu Dauergewebe. Der meristematisch verbleibende Teil bildet einen das Bündel quer durchsetzenden Längsstreifen, welcher die beiden Hauptteile des stoffleitenden Gewebestranges, das Leptom und das Hadrom, voneinander scheidet. Dies sind die sogenannten Cambiumstreifen der Gefäßbündel. Die Procambiumzellen, die auf dem Querschnitt der primordialen Bündel regellos angeordnet sind, treten später in Reihen auf (Reihencambium); diese sind parallel zur Symmetrieebene des Bündels gelagert und ermöglichen so einen regelmäßigen Zuwachs des Leptoms und Hadroms. In welcher Weise sich später die einzelnen Cambiumstreifen zum geschlossenen Verdickungsringe ergänzen und zum Dickenwachstum des Stammes beitragen, soll im letzten Abschnitt ausführlich erörtert werden. Hier möge nur noch die Bemerkung Platz finden, daß man die mit einem dauernden Cambiumstreifen versehenen Gefäßbündel der Gymnospermen und Dikotylen vielfach als offene Bündel bezeichnet, im Gegensatz zu den geschlossenen, d. i. cambiumlosen Bündeln der Farne und der Monokotylen.

So mannigfaltig auch die Dauergewebe sind, die aus dem Procambium hervorgehen können, so repräsentiert es doch ursprünglich ein einheitliches Bildungsgewebe. Diese Einheitlichkeit bezieht sich zunächst nur auf seine mikroskopisch nachweisbaren histologischen Merkmale. Inwieweit aber das Procambium auch in bezug auf seine Entwickelungsmöglichkeiten eine Einheit vorstellt, bleibt unentschieden: in welchem Maße und wie lange die einzelne Procambiumzelle die Fähigkeit besitzt, sich zu verschiedenen Dauergewebselementen, zu einer Stereide, einem Gefäß- oder Siebröhrengliede, einer Tracheide, einer Cambiformzelle usw. auszugestalten, das ist eine Frage für sich, die hier nicht in Betracht kommt. Die gleiche Frage kehrt in analoger Weise auch bei den anderen Bildungsgeweben wieder.

3. Das Grundmeristem ist jenes primäre Bildungsgewebe, das nach Anlage sämtlicher aus dem Urmeristem hervorgehenden Procambiumstränge und des Protoderms noch übrigbleibt (Fig. 21 *m*). Es ist im Gegensatze zum Procambium ein parenchymatisches und verhältnismäßig großzelliges Meristem mit meist deutlich wahrnehmbaren, lufterfüllten Interzellularräumen. Hierdurch unterscheidet es sich ziemlich auffällig vom Urmeristem, dessen Zellen gewöhnlich noch in lückenlosem Verbande stehen. Auch das Protoderm und Procambium sind im Gegensatze zum Grundmeristem interstitienlos.

Vom Grundmeristem leitet sich die Hauptmasse der parenchymatischen Dauergewebe ab, die man, bloß anatomisch betrachtet, als »Grundparenchym« den Stranggeweben gegenüberstellen kann: das Assimilationssystem, ein Teil des Leitparenchyms, das Markgewebe usw. So wie aber das Procambium ausnahmsweise auch Parenchymgewebe bilden kann, so kann umgekehrt das

Grundmeristem bisweilen auch Stranggewebe erzeugen. Ein interessantes Beispiel liefert uns in dieser Hinsicht der Blütenschaft der meisten Alliumarten, dessen mechanischer Hohlzylinder, wie ich gezeigt habe, aus dem Grundmeristem hervorgeht.

IV. Die Folgemeristeme.

In typischer Weise entstehen die sekundären oder sogenannten Folgemeristeme aus lebenden Dauergeweben, die bereits eine Zeitlang in ihrer spezifischen Weise fungiert haben. Durch das jeweilige Folgemeristem wird natürlich die Entstehung eines neuen Dauergewebes, oder eines ganzen Systems von Dauergeweben vermittelt, dessen physiologische Funktionen in den meisten Fällen von den Leistungen des ursprünglichen Dauergewebes ganz verschieden sind. Die Folgemeristeme können demnach als die Vermittler eines ausgesprochenen Funktionswechsels betrachtet werden.

Unter allen Dauergeweben eignen sich begreiflicherweise die verschiedenen Arten des dünnwandigen Parenchyms am meisten zur Bildung von sekundären Meristemen. Parenchymgewebe zeigen eben in ihrem ganzen anatomischen Verhalten die verhältnismäßig geringsten Abweichungen von der Beschaffenheit des primären Bildungsgewebes, aus dem sie hervorgegangen. Die meisten Folgemeristeme sind tatsächlich parenchymatischen Ursprungs.

Von den normalen histologischen Neubildungen gehen bloß die bei der Korkbildung und teilweise auch die beim Dickenwachstum entstehenden Gewebe aus Folgemeristemen hervor. Diese sekundären Bildungsgewebe sind das Phellogen und die Interfaszikularstreifen des Verdickungsringes; sie werden in späteren Abschnitten noch ausführlicher zu besprechen sein. Bei der adventiven Neubildung ganzer Organe kann unter Umständen sogar das Urmeristem seiner Entstehung nach ein Folgemeristem vorstellen. So gehen z. B. die Adventivsprosse, die an abgeschnittenen Begoniablättern entstehen, nach den Untersuchungen Hansens aus vollkommen ausgebildeten Epidermiszellen durch Vermittelung eines Folgemeristems hervor. Die Adventivsprosse dagegen, die bei verschiedenen Farnen (z. B. Asplenium bulbiferum, viviparum, Ceratopteris thalictroides u. a.) bald auf der Ober-, bald auf der Unterseite der Wedel gebildet werden, entstehen immer schon aus dem Protoderm des jugendlichen Organs. Nach Heinricher wird in einer einzigen Protodermzelle durch entsprechende Teilungen eine dreiseitige Scheitelzelle gebildet. Diese Scheitelzelle ist der Anfang des adventiven Sproßscheitels[14]).

Am Schlusse dieser kurzen Erörterungen ist noch auf einen nicht unwichtigen Punkt aufmerksam zu machen: die Grenze zwischen primären und sekundären Meristemen ist keineswegs eine so scharfe, wie es nach der oben mitgeteilten Definition der typischen Folgemeristeme scheinen könnte. Es gibt vielmehr in dieser Hinsicht alle Übergänge, d. h. ein primäres Bildungsgewebe kann in allen Stadien seiner Umwandlung zu Dauergewebe in ein sekundäres Meristem übergehen. Die Entstehung des Procambiums und des Cambiums liefert hierfür lehrreiche Beispiele[15]).

Anmerkungen.

1 Vgl. Jul. Sachs, Physiologische Notizen, VII. Über Wachsthumsperioden und Bildungsreize, Flora, Bd. LXXVII, 1893. F. Noll, Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz, Biol. Centralbl. 1903.

2) G. Krabbe, Das gleitende Wachsthum bei der Gewebebildung der Gefäßpflanzen, Berlin 1886. Vgl. ferner: L. Jost, Über einige Eigentümlichkeiten des Cambiums der Bäume, Bot. Ztg. 1901. H. v. Guttenberg, Zur Entwickelungsgeschichte der Kristallzellen im Blatte von Citrus, Sitzungsberichte der Wiener Akad. d. Wissensch. Math.-naturw. Cl., Bd. CXI, 1902.

3) In der 2. Aufl. dieses Buches habe ich mit A. Zimmermann die Verschiebung benachbarter Zellen durch gleitendes Wachstum für wenig wahrscheinlich gehalten. Ich habe vielmehr mit dem genannten Forscher angenommen, daß, wenn sich wachsende Zellen mit ihren Spitzen und Kanten zwischen benachbarte Zellen einzwängen, die Zellmembranen ein lokalisiertes Flächenwachstum zeigen, das sich auf die ebengenannten Partien der Wand beschränkt. Ein wirkliches Gleiten der Zellwände aufeinander brauchte dann gar nicht stattzufinden. — Diese Auffassung hat aber bei genauer Überlegung eine viel geringere Wahrscheinlichkeit für sich, als die Annahme gleitenden Wachstums. Wenn sich die Spitze oder Kante einer Zelle ohne jedes Gleiten zwischen zwei benachbarte Zellen einzwängen soll, so muß das Flächenwachstum ihrer Membran ein äußerst streng lokalisiertes Spitzenwachstum bzw. Kantenwachstum sein; unmittelbar hinter dem äußersten Scheitelpunkte bzw. der Scheitelkante dürfte nicht das geringste Flächenwachstum mehr stattfinden, denn dann würde schon ein Gleiten erfolgen, die neugebildeten Wandteile würden nicht mehr bloß an die auseinandergespaltenen Wandpartien angelegt werden. Eine solche äußerst strenge Lokalisierung des Membranwachstums ist aber im höchsten Maße unwahrscheinlich.

Der einzige triftige Grund, der gegen das gleitende Wachstum vorgebracht werden konnte, war der Hinweis auf die allgemeine Verbreitung der Plasmaverbindungen. Nun steht aber gegenwärtig nichts im Wege, anzunehmen, daß Plasmaverbindungen auch nachträglich, d. h. nach Beendigung des gleitenden Wachstums, entstehen können. An den Wänden der Milchröhren z. B. sind die Plasmaverbindungen, wie Strasburger hervorhebt, sicher sekundären Ursprungs. Vgl. Strasburger, Über Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVI, p. 506 ff. L. Jost, Über einige Eigentümlichkeiten des Cambiums der Bäume, Bot. Ztg. 1901, S. 8, 10.

4) C. Nägeli, Die neueren Algensysteme, Zürich 1847; Derselbe, Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik, 1. Heft, 1858.

5) Vgl. Nägeli und Schwendener, Das Mikroskop, 2. Aufl., 1877, S. 534—568.

6) Nach der im Texte vertretenen Auffassung haben wir es in der Scheitelzelle mit einer persistierenden Initialzelle zu tun, und diese Auffassung scheint mir die einzig natürliche zu sein. Eine andere, oftmals mit Nachdruck betonte Auffassung leugnet die Identität der sich rhythmisch teilenden Scheitelzelle: durch jede Teilung werden zwei Schwesterzellen gebildet, von welchen die eine das Segment vorstellt, die andere dagegen der gewesenen Mutterzelle gleicht und als neue Scheitelzelle an ihre Stelle tritt. Jede Scheitelzelle bestünde also bis zur Bildung des ersten Segmentes und würde dann einer neuen Scheitelzelle Platz machen. Diese Auffassung stützt sich aber mehr auf einen bloßen Sprachgebrauch als auf die tatsächlichen Verhältnisse. Man pflegt nämlich die aus der einmaligen Teilung einer Zelle hervorgehenden beiden Zellen als Tochterzellen und im Verhältnisse zueinander als Schwesterzellen zu bezeichnen. Dieser Vergleich — denn etwas anderes liegt nicht vor — ist aber nur dann vollkommen zutreffend, wenn beide Tochter- oder Schwesterzellen in ihrem morphologischen und physiologischen Verhalten miteinander übereinstimmen. Dies ist aber bei der sich normal teilenden Scheitelzelle durchaus nicht der Fall. Das Segment ist in morphologischer und physiologischer Hinsicht etwas Neues, die Scheitelzelle dagegen bleibt immer das gleiche. Die richtige Anwendung des obigen Sprachgebrauches wird also in diesem Falle dazu führen, statt von zwei Schwesterzellen von einer Mutter- und einer Tochterzelle zu sprechen, und nicht die Scheitelzelle mit ihrem Segmente, sondern die sukzessiven Segmentzellen untereinander als Schwesterzellen zu bezeichnen. Die Annahme einer persistierenden Scheitelzelle erscheint hiernach vollkommen berechtigt.

Der im Texte gegebenen Darstellung des Scheitelzellwachstums ist im wesentlichen die von Nägeli begründete Auffassung der Scheitelzelle zugrunde gelegt, nach welcher eine Zelle dann als Scheitelzelle zu betrachten ist, wenn sich aus ihr das gesamte Gewebe einer Sprossung genetisch ableiten läßt. Diese Definition geht von der Individualität der Scheitelzelle aus, die sie naturgemäß in den Vordergrund stellt.

Zu einer wesentlich abweichenden Auffassung der Scheitelzelle und des Scheitelzellwachstums ist Sachs gelangt, auf dessen Ausführungen hier nicht näher einzugehen ist. Unter vollständiger Beiseitesetzung des Charakters der Scheitelzelle als Elementarorgan, das mit einer bestimmten Funktion betraut ist, erblickt Sachs in der Scheitelzelle nichts als eine Lücke im Konstruktionssystem der Zellwandkurven. Vgl. Jul. Sachs, Über die Anordnung der Zellen in den jüngsten Pflanzentheilen, Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg, Bd. II, 1. Heft, 1878. Eine sehr klare Darstellung seiner Ansichten über die' »Beziehungen zwischen Wachstum und Zellteilung im embryonalen Gewebe« hat Sachs in seinen »Vorlesungen über Pflanzenphysiologie«, 2. Aufl., S. 426—459, gegeben. Auch in der 2. Aufl. dieses Buches (S. 87 ff.) hat die Sachssche Auffassung der Scheitelzelle eine eingehendere Besprechung und Kritik erfahren.

Aus der reichhaltigen Literatur über Scheitelwachstum mit einer Scheitelzelle seien außer den Arbeiten Nägelis noch hervorgehoben: C. Cramer, Längenwachsthum und Gewebebildung bei Equisetum arvense und silvaticum, Pflanzenphys. Untersuch. v. Nägeli u. Cramer 3. Heft, 1855; Pringsheim, Zur Morphologie der Salvinia natans, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. III, 1863; J. Hanstein, Befruchtung und Entwickelung der Gattung Marsilia, ebenda, Bd. IV, 1865; Geyler, Zur Kenntniß der Sphacelarien, ebenda, Bd. IV, 1865; M. Reeß, Entwickelungsgeschichte der Stammspitze von Equisetum, ebenda, Bd. VI, 1867; Nägeli und Leitgeb, Entstehung und Wachsthum der Wurzeln, Beiträge zur wissensch. Bot., herausgeg. v. Nägeli, 4. Heft, 1867; H. Leitgeb, Wachsthum des Stämmchens von Fontinalis antipyretica, Sitzungsber. der Wiener Akad., Bd. LVII, 1868; Derselbe, Untersuchungen über die Lebermoose, Heft 1—6, 1874—1881; Russow, Vergleichende Untersuchungen usw., Petersburg 1872; Pfeffer, Die Entwickelung des Keimes der Gattung Selaginella, in Hansteins Bot. Abhandl., Bd. I, 1871; M. Treub, Recherches sur les organes de la végétation du Selaginella Martensii, Musée bot. de Leide, t. II, 1877; E. Strasburger, Das bot. Praktikum, 5. Aufl., 1902, S. 311, 321, 340; S. Rostowzew, Beiträge zur Kenntniß der Gefäßkryptogamen, Flora, 73. Jahrg. 1890: K. Goebel, Organographie der Pflanzen, Jena 1898—1901, S. 448.

7) Über das Scheitelwachstum mit mehreren Scheitelzellen, beziehungsweise das Scheitelzellwachstum der Phanerogamen vgl. Schwendener, Über Scheitelwachsthum mit mehreren Scheitelzellen, Sitzungsber. der Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin, 1879; Derselbe, Über Scheitelwachsthum und Blattstellung, Sitzungsber. der k. Akad. der Wissensch. zu Berlin, 1885. G. Haberlandt, Über Scheitelzellwachsthum bei den Phanerogamen, Mittheil. d. naturwissensch. Vereins für Steiermark, 1881. H. Dingler, Über das Scheitelwachsthum des Gymnospermenstammes; Derselbe, Zum Scheitelwachsthum der Gymnospermen, Berichte der d. bot. Gesellsch. 1886. P. Korschelt, Zur Frage über das Scheitelwachsthum bei den Phanerogamen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XV, 1884. Percy Groom, Über den Vegetationspunkt der Phanerogamen, Berichte der d. bot. Gesellsch. 1885. L. Koch, Über Bau und Wachsthum der Sproßspitze der Phanerogamen, I. Die Gymnospermen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXII, 1891. — Von den zitierten Autoren sind Dingler und Korschelt sehr entschieden für das Vorhandensein einer einzigen dreiseitig pyramidalen Scheitelzelle an den Sproßspitzen der Phanerogamen, speziell der Gymnospermen, eingetreten, während alle übrigen Forscher dem ebenso bestimmt widersprochen haben.

8) Die Angaben Schwendeners über das Scheitelwachstum der Marattiaceenwurzel sind von L. Koch (Über Bau und Wachstum der Wurzelspitze von Angiopteris evecta Hoffm., Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXVII, 1895), soweit es sich um den tatsächlichen Befund handelt, im wesentlichen bestätigt worden. In der Deutung der Beobachtungstatsachen folgt aber Koch den Sachsschen Vorstellungen. Von theoretischem Interesse ist der von Koch erbrachte Nachweis, daß die vier schon von Schwendener beobachteten Scheitelzellen bei Angiopteris evecta durch Kreuzteilung einer einzigen Scheitelzelle entstehen.

9) Allgemeine Bemerkungen über Scheitelwachstum mit einer und mehreren Scheitelzellen. Wenn auch selbstverständlich das Scheitelwachstum mit mehreren

Scheitelzellen in vielen Fällen, vor allem bei den Thallophyten, ein ebenso ursprünglicher, primärer Wachstumsmodus ist, wie in anderen Fällen das Scheitelwachstum mit nur einer Scheitelzelle, so kann doch dieser Satz für die Phanerogamen aus phylogenetischen Gründen keine Geltung haben. Denn die Phanerogamen haben sich zweifellos aus den Gefäßkryptogamen entwickelt, deren Vegetationspunkte mit verhältnismäßig wenigen Ausnahmen eine einzige Scheitelzelle aufweisen. Wir müssen also notgedrungen annehmen, daß die mehrzelligen Scheitel der Phanerogamen aus einzelligen hervorgegangen sind. Wie haben wir uns nun die entsprechenden Übergänge vorzustellen? Bei Beantwortung dieser Frage müssen wir uns direkt an die in der Natur zu beobachtenden Fälle wenden. Allerdings gestatten diese Fälle (einen später zu erwähnenden Ausnahmefall abgesehen) keine unmittelbare Wahrnehmung des sukzessiven Überganges vom einzelligen Scheitel zum mehrzelligen, allein sie repräsentieren doch gewisse Übergangsstufen, welche mit ziemlicher Bestimmtheit auf die in der phylogenetischen Entwickelung vorausgegangenen und nachfolgenden Stadien schließen lassen.

Betrachten wir zunächst die Kategorie der nebeneinanderliegenden Scheitelzellen. Da kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die beiden zu einem Doppelkeile verbundenen Scheitelzellen, die Strasburger am Vegetationskegel von Selaginella Wallichii nachwies, aus einer einzigen vierseitig keilförmigen Scheitelzelle durch das Auftreten einer sie halbierenden Längswand hervorgegangen sind. Ebenso nahe liegt es, die von Schwendener nachgewiesenen vier Scheitelzellen der Marattiaceenwurzel sich aus einer einzigen Scheitelzelle entstanden zu denken, welche durch radiale, übers Kreuz gestellte Längswände in Quadranten geteilt wurde. Diese bereits in der 1. Aufl. ausgesprochene Vermutung ist inzwischen durch die Beobachtungen L. Kochs für die Wurzel von Angiopteris evecta bestätigt worden.

Auch die Kategorie der übereinander gelagerten Scheitelzellen läßt sich ungezwungen von einer einzigen Scheitelzelle ableiten. Ich habe dies bereits in meiner obenerwähnten Abhandlung mit folgenden Worten auseinandergesetzt: »Denken wir uns z. B. die dreiseitig pyramidale Scheitelzelle eines Farnstammes durch zwei Querwände in drei übereinander befindliche Etagen geteilt, von welchen nun jede selbständig weiter wächst und im Sinne der ursprünglich einheitlichen Scheitelzelle Segmente bildet, so folgt daraus der für die Seitensproßanlage von Ceratophyllum demersum konstatierte Bau des Scheitels. Denken wir uns dagegen die Scheitelzelle bloß in zwei Etagen geteilt, so ist der an den jungen Gabelzweigen der Laubblätter beobachtete Bau des Vegetationspunktes die Folge. Bei Ceratophyllum ist die Etagenteilung schon von allem Anfang an gegeben. Bei anderen Pflanzen vollzieht sie sich vielleicht erst zur Zeit, wo sich die junge Blatt- oder Sproßanlage hervorzuwölben anfängt. Solche Fälle müßte man jetzt vor allem aufzufinden trachten«.

Nach dem Vorausgegangenen fällt es nicht schwer, sich in Gedanken auch den Übergang von einer Scheitelzelle zur Kategorie der neben- und übereinander gelagerten Initialzellen herzustellen.

Es kann schließlich noch die Frage aufgeworfen werden, auf was für Ursachen wohl der Übergang von einem einzelligen Scheitel zu einem mehrzelligen beruhen mochte. Die Antwort auf diese Frage kann allerdings über allgemeine Vermutungen kaum hinausgehen. Vor allem wird die Ansicht kaum einem Widerspruche begegnen, daß die Individualität der Zelle bei Vorhandensein nur einer Scheitelzelle viel ausgesprochener ist, als wenn mehrere oder viele Scheitelzellen sich am Aufbau der Vegetationsspitze beteiligen. Es geht dies schon aus der viel größeren Regelmäßigkeit der Zellteilungen hervor und der damit zusammenhängenden Konstanz der Zellformen, durch die sich das Wachstum mit nur einer Scheitelzelle charakterisiert. Der Übergang von einem einzelligen Scheitel zu einem mehrzelligen bedeutet demnach ein Zurücktreten der Zellenindividualität gegenüber dem Gesamtwachstum. Weil sich aber im allgemeinen die einzelne Zelle dem Gesamtorganismus um so mehr unterordnet, je höher derselbe auf der Stufenleiter der phylogenetischen Entwickelung steht, so erscheint es verständlich, daß bei den Phanerogamen, speziell den Angiospermen, die eine Scheitelzelle der Gefäßkryptogamen einer Mehrzahl von Initialzellen Platz gemacht hat.

10) J. v. Hanstein, Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkte der Phanerogamen, Festschrift der niederrhein. Gesellsch. f. Naturkunde, Bonn 1868; und »Die Entwickelung des Keimes der Monokotylen und Dikotylen« in des Autors Bot. Abhandlungen, Bd. I, 1870.

11) Über das Scheitelwachstum und den Bau der Wurzelspitze schrieben: Nägeli und Leitgeb, Entstehung und Wachsthum der Wurzeln, Beiträge zur wissensch. Botanik, 1. Heft, 1867; Hanstein, Die Entwickelung des Keimes der Monokotylen und Dikotylen, 1870;

J. Reinke, Untersuchungen über die Wachsthumsgeschichte und Morphologie der Phanerogamenwurzel, Bot. Abhandl., herausg. von Hanstein, Bd. I, 3. Heft; E. de Janczewski, Recherches sur l'accroissement terminal des racines dans les Phanérogames, Annales des sc. nat., sér. 5, t. XX; H. G. Holle, Über den Vegetationspunkt der Angiospermenwurzeln, Bot. Ztg. 1876; M. Treub, Le meristème primit. de la racine dans les Monocotylèdones, Leiden 1876; J. Eriksson, Über das Urmeristem der Dikotylenwurzeln, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XI, 1878; Ch. Flahault, Recherches sur l'accroissement terminal de la racine chez les Phanerogames, Annales d. sc. nat., sér. 6, t. VI; Schwendener, Über das Scheitelwachsthum der Phanerogamenwurzeln, Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissensch. zu Berlin, 1882; Ph. van Tieghem, Structure de la racine et disposition des radicelles dans les Centrolepidées, Eriocaulées etc., Journal de bot., t. I, 1887; van Tieghem et H. Douliot, Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes, Annales des sc. nat., sér. 7, t. VIII, 1888; E. Strasburger, Das botanische Praktikum, 4. Aufl., S. 323 ff.; G. H. Kroll, Kritische Studien über die Verwertbarkeit der Wurzelhaubentypen für die Entwickelungsgeschichte, Beihefte z. bot. Zentralblatt, 28. Bd., I. Abt., 1912; E. Tiegs, Beiträge zur Kenntnis der Entstehung und des Wachstums der Wurzelhauben einiger Leguminosen, Jahrb. f. wissensch. Bot., 52. Bd., 1913; P. Rabbas, Beiträge zur Kenntnis des Wachstums der Ranunculaceenwurzel, Inauguraldissertation, Berlin 1913. — Über den Bau der ausgebildeten Wurzelhaube und die Beschaffenheit ihrer Zellwände vgl.: Aladár Richter, Physiologisch-anatomische Untersuchungen über Luftwurzeln mit besonderer Berücksichtigung der Wurzelhaube, Bibliotheca botanica, 54. Heft, Stuttgart 1901; Heinrich Müller, Über die Metakutisierung der Wurzelspitze usw., Bot. Ztg. 1906; M. Plaut, Über die Veränderungen im anatomischen Bau der Wurzel während des Winters, Jahrb. f. wiss. Bot., 48. Bd., 1910; W. Rasch, Über den anatomischen Bau der Wurzelhaube einiger Glumifloren und seine Beziehungen zur Beschaffenheit des Bodens, Beiträge zur Allgem. Botanik, herausgeg. von G. Haberlandt, I. Bd., 1. Heft, 1916.

12) Von Interesse ist es, daß ausnahmsweise auch Stengelorgane, wenn sie wie Wurzeln ins Erdreich dringen, ein haubenähnliches Schutz- und Bohrorgan entwickeln können. Bei den sog. »geokaliceen« Jungermanniaceen, die von Goebel treffender als »marsupifer« bezeichnet werden, bildet sich die archegonientragende Sproßspitze in einen Beutel um, der positiv geotropisch in die Erde wächst und auf seinem Grunde die Archegonien bzw. das Sporogonium trägt. Bei der australischen Geokalicee Acrobolbus unguiculatus zeichnen sich nach Goebel die großen, bis zu 2,5 cm langen Beutel dadurch aus, daß sie, so lange sie wachsen, an ihrer Spitze ein besonderes Schutz- und Bohrorgan aufweisen, das eine überraschende Ähnlichkeit mit einer Wurzelhaube besitzt. An der Spitze des Beutels tritt eine meristematische Region auf, die von einer Kappe sich nicht mehr teilender, resistenterer Zellen bedeckt wird. Vgl. K. Goebel, Archegoniatenstudien, X, Beiträge zur Kenntnis australischer und neuseeländischer Bryophyten, Flora, 96. Bd., 1906, S. 155 ff. G. Haberlandt, Über den Stärkegehalt der Beutelspitze von Acrobolbus unguiculatus, Flora, 1909.

13) Ich habe die im Texte angegebene Einteilung der primären Bildungsgewebe zuerst in meiner »Entwickelungsgeschichte des mechanischen Gewebesystems«, Leipzig 1879, durchgeführt und daselbst auch eingehend begründet. Für das »Protoderm« habe ich in jener Schrift den Ausdruck »junge Epidermis« angewendet, der mir aber heute nicht mehr zweckmäßig erscheint. Man tut am besten, den Ausdruck »Epidermis« bloß im anatomisch-physiologischen Sinne zur Bezeichnung der ausgebildeten oder ihrer Ausbildung schon sehr nahen Oberhaut zu gebrauchen. In der zitierten Abhandlung, sowie in der 1. Aufl. dieses Buches habe ich ferner das primäre prosenchymatische Bildungsgewebe im Anschluß an die Terminologie Nägelis als »Cambium« bezeichnet. Da sich aber der von Sachs vorgeschlagene Ausdruck »Procambium« allgemein eingebürgert hat, und die Bezeichnung »Cambium« von den meisten Pflanzenanatomen für den Verdickungsring des Gymnospermen- und Dikotylenstammes reserviert wird, so gebrauche ich im Interesse einer möglichst einheitlichen Terminologie den Ausdruck »Procambium«. Endlich spreche ich in diesem Buche nicht mehr von »Grundparenchym« (als Bildungsgewebe), sondern von »Grundmeristem«, um schon durch die Benennung anzudeuten, daß es sich hier um ein Teilungs- und kein Dauergewebe handelt.

In neuerer Zeit hat K. Linsbauer (Die physiologischen Arten der Meristeme, Biolog. Centralbl. 1916) den beachtenswerten Versuch gemacht, eine rein physiologische Einteilung

und Abgrenzung der Meristeme »nach ihrer potentiellen Befähigung« vorzunehmen. So unterscheidet er beim Urmeristem auf Grund von Regenerationsversuchen am Sproßvegetationspunkt ein »Archimeristem«, das allein imstande sein soll, einen neuen Vegetationspunkt zu regenerieren, ferner ein »Protomeristem«, das zur Neubildung von Seitenorganen und zur Restitution des Vegetationspunktes nicht mehr befähigt ist; die durch verminderte formative Befähigung ausgezeichneten »Deuteromeristeme« vermitteln dann den Übergang zu den Dauergeweben. Gegen eine derartige Einteilung ist der prinzipielle Einwand zu erheben, daß die begriffliche Abgrenzung verschiedener Gewebearten nicht von dem Gelingen eines bestimmten Experimentes, in diesem Falle eines Regenerationsversuches, abhängig gemacht werden darf. Ein solcher Versuch mißglückt dem einen Experimentator, dem andern, der eine bessere Methode anwendet, gelingt er vielleicht. Auch hängt der positive oder negative Ausfall solcher Versuche in hohem Maße von der Art des Untersuchungsmaterials ab. — Der Versuch, die verschiedenen Entwickelungsmöglichkeiten der Einteilung der Meristeme zugrunde zu legen, scheitert übrigens von vornherein an dem durch zahlreiche experimentelle Tatsachen erhärteten Satze, daß jede lebende Pflanzenzelle das Gesamtidioplasma enthält.

14) A. Hansen, Vergleichende Untersuchungen über die Adventivbildungen bei den Pflanzen, Abhandl. der Senckenbergischen naturf. Gesellsch., Bd. XII, 1880. E. Heinricher, Über Adventivknospen an der Wedelspreite einiger Farne, Sitzungsber. der k. Akademie der Wissensch. in Wien, Bd. LXXVIII. 1878; ferner: Die jüngsten Stadien der Adventivknospen an der Wedelspreite von Asplenium bulbiferum, ebenda, 1881. Rostowzew, Die Entwickelungsgeschichte und die Keimung der Adventivknospen bei Cystopteris bulbifera, Generalversammlungsheft der deutsch. bot. Gesellsch. 1894. Vgl. ferner: K. Goebel, Über Regeneration im Pflanzenreich, Biolog. Centralblatt, Bd. XXII, 1902.

15) Vgl. G. Haberlandt, Entwickelungsgeschichte des mechanischen Gewebesystems der Pflanzen, Leipzig 1879; M. J. Baranetzky, Sur le développement des points végétatifs des tiges chez les Monocotylédones, Annales des sc. nat. Bot., sér. 7, 1897.

Dritter Abschnitt.

Das Hautsystem.

I. Allgemeines.

So wie sich bereits die einzellige Alge durch Bildung einer Zellhaut gegen die Außenwelt abgrenzt und gegen ihre nachteiligen Einflüsse schützt, ebenso und in noch höherem Maße bedürfen die vielzelligen, hochentwickelten Pflanzen eines Hautsystems zum Schutz ihrer darunter liegenden Gewebe. Während aber bei den niedrigsten Pflanzenformen die Zellmembran nicht nur als Zellhaut, sondern zugleich als Festigungsapparat dient, sehen wir bei den höheren Pflanzen diese beiden Funktionen nach dem Prinzip der Arbeitsteilung zwei ganz verschiedenen Gewebesystemen übertragen.

Bevor wir an die anatomisch-physiologische Kennzeichnung des Hautsystems gehen, dürfte es angezeigt sein, vorerst jene nachteiligen Einflüsse der Außenwelt zu schildern, gegen die sich die Pflanze durch Bildung eines Hautsystems zu schützen trachtet. Die Forderungen, welche wir an ein Gewebe zu stellen haben, damit sich dieses als Hautgewebe kennzeichne, ergeben sich dann von selbst.

Wenden wir unsere Aufmerksamkeit zunächst den Landpflanzen zu, und zwar den oberirdischen, von atmosphärischer Luft umspülten Organen. Hier stellt sich vor allem eine Gefahr infolge der Wasserverdunstung ein, welcher die Pflanzengewebe ausgesetzt sind, so gut wie jeder andere feuchte Körper. In zweiter Linie kommen mechanische Verletzungen aller Art in Betracht, wie sie durch heftige Regengüsse, durch aufgewirbelte Staub- und Sandteilchen und durch verschiedene Tiere, wie Schnecken, Insekten u. a., herbeigeführt werden. Zuweilen wird es ferner notwendig, bestimmte Gewebe gegen zu intensive Beleuchtung zu schützen oder den nachteiligen Einfluß der nächtlichen Wärmestrahlung zu verringern. Endlich müssen die Gewebe der überwinternden Organe, wie mehrjähriger Zweige und Äste, vor allzu raschem Temperaturwechsel, namentlich vor schnellem Auftauen bewahrt sein.

Die Ansprüche, welche submerse Wasserpflanzen an das Hautsystem stellen, sind vor allem deshalb geringer als bei den Landpflanzen, weil hier unter normalen Verhältnissen die Gefahr der Austrocknung wegfällt. Dafür wird aber ein Hautgewebe aus anderen Gründen notwendig. Die Wasserpflanzen beanspruchen, wie wir später sehen werden, ein wohlausgebildetes Durchlüftungssystem, das sich nicht nur auf das Vorhandensein eines reichen Netzes von

Interzellularräumen beschränkt, sondern auch häufig große und weite Luftkanäle aufweist. Der notwendige Abschluß dieser großen Durchlüftungsräume nach außen verlangt die Ausbildung eines lückenlosen Hautgewebes. Bei Pflanzen, welche in fließendem Wasser leben, kommt noch ein weiteres Moment hinzu: die scherende Kraft der Strömung, die bei lockerem Bau der Gewebe leicht Zelle um Zelle aus ihrem Verbande losreißen könnte.

Die unterirdischen Organe der Landpflanzen nehmen eine intermediäre Stellung ein und nähern sich hinsichtlich ihrer Ansprüche an das Hautgewebe je nach dem Feuchtigkeitsgehalte des Bodens bald den von Luft, bald den von Wasser umspülten Pflanzenteilen.

Wir werden nun in der nachfolgenden Besprechung der verschiedenen Gewebearten des Hautsystems sehen, inwieweit sie geeignet sind, den verschiedenen Organen und Geweben der Pflanze gegen die soeben geschilderten schädlichen Einflüsse den nötigen Schutz zu gewähren.

II. Die Epidermis.

Die erste Stufe in der Entwickelung der Hautgewebe repräsentiert die Epidermis. Sie besteht in der Mehrzahl der Fälle aus einer einzigen Zellage, die die von ihr bedeckten Organe und Gewebe gegen die Außenwelt abgrenzt und ihnen den oben angegebenen Schutz bietet. Dies ist die charakteristische Hauptfunktion der Epidermis, und demnach werden nur jene oberflächlich gelegenen Zellschichten als Epidermis im anatomisch-physiologischen Sinne zu betrachten sein, deren anatomischer Bau mit jener Funktion in vollstem Einklange steht. Nicht jede oberflächlich gelegene Zellschicht hat nämlich die Aufgabe, als schützende »Oberhaut« zu fungieren. Jene äußerste Zellage der Wurzeln, welche die Wurzelhaare bildet, gehört im anatomisch-physiologischen Sinne nicht zur Epidermis, weil ihre Aufgabe in der Absorption des Wassers und der verschiedenen Nährsalze besteht. Eine konsequente Auffassung der Epidermis als Hautgewebe wird auch die sog. Schließzellen der Spaltöffnungen einem anderen System, und zwar dem der Durchlüftungseinrichtungen, zuteilen. Ebenso werden die epidermalen Wasserdrüsen der Laubblätter verschiedener Pflanzen, sowie überhaupt alle drüsigen Organe, welche vom phylogenetischen und entwickelungsgeschichtlichen Standpunkte aus zur Epidermis gerechnet werden, von letzterer abzutrennen und dem System der Sekretionsorgane zuzuweisen sein. Auch die epidermalen Sinnesorgane gehören nicht zur Epidermis. Ebensowenig darf uns endlich die oberflächliche Lage oder die protodermale Herkunft gewisser spezifisch mechanischer Zellen hindern, dieselben in einem anderen Gewebesystem, dem mechanischen, unterzubringen.

Als Epidermis im anatomisch-physiologischen Sinne werden wir daher nur jene oberflächlich gelegenen Zellschichten ansehen dürfen, deren anatomische Merkmale erkennen lassen, daß sie ihrer Hauptfunktion nach als primäres schützendes Hautgewebe fungieren.

A. Die einschichtige Epidermis[1]).

1. Die Zellformen. Die Epidermiszellen besitzen meist eine tafel- oder plattenförmige, an Laubblättern oft auch linsenförmige Gestalt und stehen untereinander in lückenlosem Zusammenhang. In typischer Ausbildung sind sie stets niedrig, und nur bei reichlicher Wasserspeicherung erlangen sie oft eine beträchtliche Höhe. An langsam wachsenden und gleichmäßig ausgebreiteten Organen sind die beiden Flächendurchmesser annähernd gleich groß, wie z. B. an den meisten dikotylen Laubblattspreiten. Gestreckte Organe dagegen, wie z. B. die linealen Blätter der Monokotylen, die meisten Stengel und Blattstiele, besitzen gewöhnlich in gleichem Sinne gestreckte Epidermiszellen. Zuweilen ist aber das Umgekehrte der Fall: die Zellen sind quergestreckt, wie auf den Blättern mancher Cycadeen, Bromeliaceen, Tradescantia crassula, Silene fruticosa u. a. Nicht selten sind die Zellen ein und derselben Oberhaut von auffallend verschiedener Form, ohne daß bisher für die abweichend gestalteten Epidermiszellen eine besondere Funktion nachgewiesen wäre: so z. B. die auffallend kurzen »Zwergzellen« der meisten Gräser, die mit den langgestreckten Epidermiszellen, Längsreihen bildend, ziemlich regelmäßig abwechseln.

2. Die Außenwände und Wachsüberzüge. Der physiologisch wichtigste Teil der Epidermiszelle besteht in ihrer Außenwand. Sie unterscheidet sich gewöhnlich durch stärkere Verdickung sowie durch Unterschiede im chemisch-physikalischen Verhalten von den übrigen Wandungen. Diese Unterschiede werden durch Einlagerung von fettartigen Substanzen hervorgerufen, die man zusammenfassend als Cutin zu bezeichnen pflegt. Auch wachsartige Stoffe

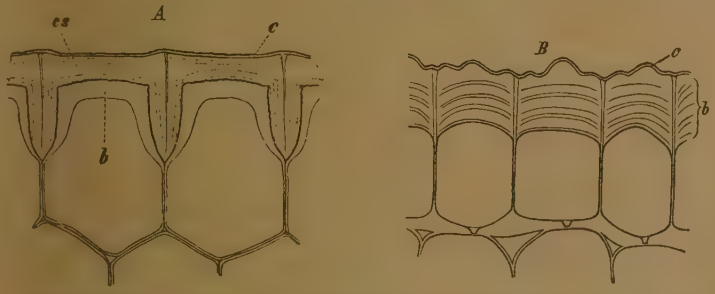


Fig. 22. *A* Epidermiszellen des Blattes von Aloë acinacifolia. *B* Epidermiszellen des Blattes von Allium Cepa. *c* Cuticula, *cs* Cuticularschichten, *b* Zelluloseschichten.

sind der Außenwand nicht selten eingelagert. Die verdickte Außenwand differenziert sich dabei von innen nach außen gewöhnlich in dreierlei Schichten: 1. die Zelluloseschichten (Fig. 22 *A*, *b*), die an das Zellinnere grenzen und aus Zellulose bestehen; 2. die Cuticularschichten (Fig. 22 *A*, *cs*), die mehr oder weniger cutinhaltig sind, und 3. die Cuticula (Fig. 22 *A*, *B*, *c*), welche, aus der äußersten cutinreichsten Membranlamelle bestehend, als dünnes, ununterbrochenes Häutchen die ganze Außenfläche der Epidermis überzieht und niemals

fehlt. Ebenso läßt sich wohl stets das Vorhandensein von Zelluloseschichten nachweisen. An zarten, seltener auch an dickwandigen Oberhäuten fehlen dagegen häufig die Cuticularschichten, so daß die Cuticula unmittelbar der Zellulosemembran aufliegt (Fig. 22 *B*). Die Cuticularschichten grenzen sich gewöhnlich von den darunter liegenden Zelluloseschichten scharf ab, wobei die Grenzfläche glatt sein kann, oder durch zahlreiche scharfe Zähnchen und anders geartete Vorsprünge der Cuticularschichten eine rauhe Beschaffenheit erhält. Diese Vorsprünge dringen in die Zelluloseschichten ein und erhöhen zweifellos nach dem Prinzip der »Verzahnung« die Festigkeit des Zusammenhanges der beiden Schichtenkomplexe. Besonders schön läßt sich diese Erscheinung an den Blättern verschiedener Aloëarten beobachten.

Die Verdickung der Außenwände hat eine doppelte Bedeutung: sie bewirkt erstens eine Einschränkung der Transpiration, da die cuticularisierten Verdickungsschichten gleich der eigentlichen Cuticula für Wasser in der Regel nur schwer permeabel sind. Dazu kommt zweitens eine rein mechanische Leistung, welche in der Erhöhung der Festigkeit der Epidermis besteht. Es dürfte angezeigt sein, diese beiden Momente in den nachstehenden Erörterungen auseinanderzuhalten.

Zunächst fällt es nicht schwer, durch vergleichende Untersuchungen nachzuweisen, daß die Verdickung und Cuticularisierung der Außenwandungen der Epidermis gleichen Schritt hält mit der Schutzbedürftigkeit der darunter liegenden Gewebe gegen Austrocknung. Die Epidermis der submersen Wasserpflanzen besitzt daher meist zarte Außenwände, die kaum dicker sind als die seitlichen und die inneren Wandungen der Zellen. Werden solche Pflanzen aufs trockene Land gebracht, so welken und vertrocknen sie in kürzester Zeit. Ihre Oberhaut ist nicht darauf eingerichtet, als Schutzmittel gegen zu große Transpiration zu dienen: die zarte Cuticula ist für Wasser leicht permeabel; sie dient aber unter normalen Verhältnissen anderen Zwecken, zur Erhöhung der Festigkeit und wohl auch zum Schutze gegen Bakterien und andere Mikroparasiten. Auch nicht submerse Wasserpflanzen besitzen häufig eine zarte Epidermis; so sind z. B. bei den Wasserlinsen die Außenwandungen der an die Atmosphäre grenzenden oberen Epidermis ebenso zart wie jene der unteren Epidermis, die zeitlebens vom Wasser benetzt wird. — Gehen wir dann auf das andere Extrem über, zu jenen Pflanzen, die in niederschlagsarmen Gebieten wachsen, so finden wir, daß durch mächtige Verdickung und starke Cuticularisierung der äußeren Zellwände die Epidermis in den Stand gesetzt wird, die cuticulare Transpiration der Pflanze auf ein möglichst geringes Ausmaß einzuschränken. Die afrikanischen und asiatischen Wüstenpflanzen, die australischen Xanthorrhoeen, Proteaceen und Epacrideen und viele Bewohner der trockenen arktischen Gegenden zeichnen sich durch einen derartigen Bau ihrer Epidermis aus. Ein möglichst weitgehender Transpirationsschutz kann aber auch in regenreicheren Klimaten durch besondere Standortsverhältnisse geboten sein. Aus diesem Grunde finden wir z. B. bei vielen Epiphyten des tropischen Urwaldes und den Halophyten des Meeresstrandes dickwandige Epidermen vor. Ebenso sind bei vielen Hochgebirgspflanzen die Außenwände der Epidermis stark verdickt und cutinisiert, um der durch die Luftverdünnung und die stärkere Insolation bedingten Gefahr einer zu starken Transpiration zu begegnen.

Die verschieden starke Cuticularisierung und Verdickung der Außenwände läßt sich aber auch an den verschiedenen Organen einer und derselben Pflanze beobachten; denn es ist einleuchtend, daß die Schutzbedürftigkeit der einzelnen Organe gegenüber der Austrocknung eine sehr ungleich große ist. Die verhältnismäßig kurzlebigen Blütenorgane, deren Entfaltung gewöhnlich in eine Jahreszeit verlegt wird, in der die Gefahr einer Austrocknung nicht zu befürchten ist, werden in dieser Hinsicht eines geringeren Schutzes bedürfen, als die Laubblätter, die während der ganzen Vegetationszeit zu assimilieren haben und deshalb dem Wechsel der Witterung in weit höherem Maße ausgesetzt sind. Die Epidermis der Blumenblätter, der Staubblätter, der Griffel usw. ist deshalb fast immer zart und dünnwandig. Bezüglich des einzelnen Laubblattes wird es ferner nicht überraschen, daß die Epidermis der Oberseite sehr häufig mit stärkeren Außenwandungen versehen ist, als die der Unterseite. So beträgt z. B. die Dicke der äußeren Zellwandungen auf der Blattoberseite von Daphne chrysantha 8,6 μ, auf der Blattunterseite nur 4,2 μ; für das Laubblatt von Vinca minor betragen diese Werte 5,4 und 3,1 μ. Die Oberseite des Blattes hat sich eben wegen der stärkeren Beleuchtung und Erwärmung, welcher sie ausgesetzt ist, gegen zu große Transpiration ausgiebiger zu schützen.

Versuche über den hemmenden Einfluß der Epidermis, beziehungsweise ihrer Außenwandungen, auf die Transpiration der Pflanzenorgane sind schon zu wiederholten Malen angestellt worden[2]). Freilich verwendete man hierzu meistens Objekte (Äpfel, Pflaumen, Stammstücke von Cactusarten), welche den Wert der Epidermis als Schutzmittel gegen Austrocknung für die vegetativen Organe der Pflanze, vor allem die Laubblätter, mehr abschätzen als deutlich erkennen lassen. Beispielsweise sei hier ein von mir angestellter Transpirationsversuch dieser Art mitgeteilt. Zwei gleich große Blattstücke von Aloe vulgaris wurden, bis auf eine 10 qcm große Fläche auf der Oberseite, allseits mit einem Talgüberzuge versehen; sodann wurde von dem einen Blattstücke die Epidermis der freigelassenen Stelle mit dem Skalpell vorsichtig entfernt. Genau so wurde mit zwei gleich großen Äpfeln verfahren. Die Transpirationsverluste (pro 1 qdcm in Gramm) sind in der nachstehenden kleinen Tabelle verzeichnet:

	Aloeblatt		Apfel	
	Mit Epidermis	Ohne Epidermis	Mit Epidermis	Ohne Epidermis
Nach 3 Stunden	0,022	0,524	0,015	0,385
Nach 24 »	0,160	2,502	0,120	1,802.

In den ersten drei Stunden nach Entfernung der Epidermis betrug also der Wasserverlust des epidermislosen Aloeblattes 23,5 mal so viel als der des geschützten Blattstückes; nach 24 Stunden noch 15,6 mal so viel. Für den Apfel sind diese Verhältniszahlen fast gleichlautend: 25,6 und 15,0. Man sieht also, daß die Epidermis der betreffenden Apfelsorte die Transpiration zufälligerweise in gleichem Verhältnis herabsetzte, wie die Epidermis des Aloeblattes.

Bei derartigen Versuchen kommt aber der verdunstungshemmende Einfluß der verdickten und cutinisierten Epidermisaußenwände aus dem Grunde nicht voll zur Geltung, weil die benutzten Pflanzenteile mehr oder minder zahlreiche Spaltöffnungen tragen. Wenn diese auch bei der obigen Art der Versuchsanstellung bald geschlossen sein dürften, so sind doch einwandfreie Resultate nur

dann zu erzielen, wenn die betreffenden Epidermen vollständig spaltöffnungslos sind, so daß tatsächlich bloß cuticulare Transpiration stattfinden kann. Die durch die Spaltöffnungen vermittelte stomatäre Transpiration muß vollständig ausgeschlossen sein. Außerdem ist noch ein anderer Umstand zu berücksichtigen. Bereits von Nägeli wurde festgestellt, daß durch Erfrieren getötete Pflanzenteile (Kartoffeln, Äpfel) unter sonst gleichen Umständen stärker transpirieren als lebende. Wahrscheinlich beruht die Herabsetzung der Transpiration seitens der lebenden Protoplasten auf der Struktur ihrer Plasmahäute, die mit Eintritt des Todes zerstört wird. Auch dieser Faktor ist also auszuschalten, wenn die verdunstungshemmende Wirkung der Epidermiswände zu ermitteln ist.

Mit Rücksicht auf diese Umstände habe ich mit den Blättern von Ficus elastica, Hedera Helix und Aesculus Hippocastanum den nachstehenden Versuch ausgeführt. Je ein Blatt (von Aesculus ein Teilblatt) wurde in lebendem Zustand, und je eines nach Tötung mittels Chloroformdampf, auf seiner Spaltöffnungen führenden Unterseite mit einem Überzuge von »Kakaowachs« (einem von Stahl empfohlenen Gemisch von einem Teil Bienenwachs und drei Teilen Kakaobutter) versehen, so daß nur die spaltöffnungsfreie Blattoberseite transpirieren konnte. Auch die Blattstiele mit ihren Schnittflächen wurden mit dem Gemisch überzogen. Dann ließ man die Blätter im Laboratorium, vor direkter Besonnung geschützt, bei einer Temperatur von 19—23°C und einer relativen Luftfeuchtigkeit von 68—75% transpirieren. Die Transpirationsverluste wurden täglich zur selben Zeit durch Wägung bestimmt. Eine niedere, mit Wasser gefüllte Glasschale diente zur Bestimmung der Verdunstungsgröße einer freien Wasserfläche, mit der dann die Transpirationsgrößen der Blätter verglichen wurden. Die durchschnittliche Verdunstungsgröße betrug bei dreitägiger Versuchsdauer pro 1 Tag und 1 qdm in Gramm:

	Lebendes Blatt	Totes Blatt
Ficus elastica	0,032	0,056
Hedera Helix.	0,031	0,044
Aesculus Hippocastanum	0,126	0,156
Freie Wasserfläche	6,922.	

Alle Blätter waren nach dreitägiger Versuchsdauer noch vollkommen frisch, die getöteten wie zu Beginn des Versuchs von brauner Farbe.

Aus diesem Versuche geht zunächst hervor, daß, wenn auch die toten Blätter stärker transpirieren als die lebenden, doch der Hauptanteil an der so bedeutenden Herabsetzung der Transpiration der Blattflächen gegenüber jener der Wasserfläche nicht dem lebenden Protoplasma, sondern der Cuticula und den Cuticularschichten zukommt. Die Verdunstung der freien Wasserfläche war 123 mal größer als die Transpiration des toten Ficusblattes, 157 mal größer als jene des toten Hederablattes und 44 mal größer als jene des Aesculusblattes. Daraus geht also deutlich hervor, in welch hohem Maße eine spaltöffnungsfreie Epidermis die Transpiration der Laubblätter herabsetzt. Wenn Unger[3]) bei einer 31 Tage lang dauernden Beobachtungsreihe gefunden hat, daß die Verdunstung einer freien Wasserfläche nur 1,4 bis 6,9 mal größer ausfiel als die Transpiration der Blätter von Digitalis purpurea, so erklärt sich dies daraus, daß Unger die Gesamttranspiration der Blätter bestimmte, also auch die stomatäre Transpiration mit in Rechnung zog.

Eine häufige Unterstützung erfährt die Epidermis in ihrer Funktion durch die sogenannten Wachsüberzüge[4]), welche an Trauben, Pflaumen und vielen Blättern den bekannten reifartigen Anflug bilden und aus wachsartigen Verbindungen bestehen, deren Zusammensetzung von der des Bienenwachses in manchen Punkten abweicht. Sie verringern gleichfalls die Transpirationsgröße der betreffenden Organe. Bezüglich der Ausbildung der Wachsüberzüge können drei Hauptformen unterschieden werden. Weitaus am häufigsten ist der Körnerüberzug, der aus kleinen, nebeneinander gelagerten Wachskörnchen von durchschnittlich 0,001 mm Größe besteht. Er kommt z. B. auf den Laubblättern und Stengeln vieler Gramineen, Liliaceen und Irideen vor. Weniger häufig ist der Stäbchenüberzug, wobei das Wachs in senkrechten Stäbchen der Cuticula aufsitzt. Diese Stäbchen sind oft ansehnlich höher als die Epidermiszellen und an ihrem oberen Ende hakenförmig gekrümmt oder eingerollt. In dieser Form kommt der Wachsüberzug bei vielen Scitamineen und Gräsern vor (Musa, Strelitzia, Canna). Besonders lang werden die Stäbchen an den Knoten von Saccharum officinarum (0,1—0,15 mm) (Fig. 23). Der Krustenüberzug endlich stellt eine spröde, durchsichtige Glasur vor, die meist zahlreiche Risse und Sprünge aufweist und gewöhnlich die Dicke von 0,001 mm nicht überschreitet. Hierher gehört das Laub von Thuja, das Blatt von Sempervivum usw. In einigen Fällen erreichen diese Wachskrusten eine große Mächtigkeit. Auf den jungen Blättern von Copernicia cerifera besitzen sie eine Dicke von 0,015—0,019 mm, auf den Stengeln und Blättern von Panicum turgidum eine Mächtigkeit bis zu 0,03 mm. Bei den »Wachspalmen« (Ceroxylon- und Klopstockiaarten) werden die Wachsüberzüge sogar bis 5 mm dick. — Was die Entstehung der Wachsüberzüge betrifft, so ist von de Bary nachgewiesen worden, daß sie ein Ausscheidungsprodukt vorstellen und nicht etwa einer chemischen Metamorphose der Cuticula und der Zellwand ihre Entstehung verdanken.

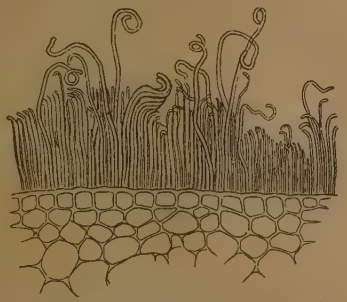


Fig. 23. Stäbchenförmiger Wachsüberzug eines Knotens von Saccharum officinarum. V. 142. Nach de Bary. (de Bary, Vergl. Anatomie.)

Über den Einfluß der Wachsüberzüge auf die Transpiration wurden zuerst von Friedr. Haberlandt Versuche angestellt, und zwar mit Rapsblättern, die einen wohlausgebildeten Körnchenüberzug besitzen. Blätter, von denen der Wachsüberzug sorgfältig abgewischt wurde, verdunsteten pro Tag und Quadratdezimeter 4,03 g Wasser; Vergleichsblätter mit unversehrtem Überzug 3,6 g. Bei einem zweiten Versuch ergab sich für erstere 4,63 g Wasserverlust, für letztere nur 3,03 g. Die vom Wachse befreiten Blätter verloren also durchschnittlich um beinahe ein Drittel mehr Wasser als die mit Wachs bedeckten. Von Tschirch wurden ähnliche Versuche mit den Blättern von Eucalyptus globulus angestellt. In Übereinstimmung damit läßt sich beobachten, daß xerophile Pflanzen, wie z. B. die Dianthus- und Euphorbiaarten der Mediterranflora, viele Steppen- und Wüstengewächse (Capparis spinosa, Cruciferen, Rubiaceen), die neuholländischen Akazien und Myrtaceen, besonders häufig mit Wachsüberzügen versehen sind. Andererseits hat Tittmann gefunden, daß bei Kultur

in feuchter Luft, also bei verringerter Transpiration, die Bildung von Wachsüberzügen vermindert wird (Sedum- und Echeveriaarten).

Eine andere Funktion der Wachsüberzüge besteht darin, daß sie das Wasser, Regen- und Tautropfen, von den betreffenden Pflanzenteilen ohne dauernde Benetzung abfließen lassen. So wird besonders eine kapillare Verstopfung der Spaltöffnungen verhütet. — Bei manchen Pflanzen (Strelitziaarten, Euphorbia Tirukalli) stellen Wachsleisten, welche die Spaltöffnungen umsäumen, die äußeren Atemhöhlen her. (Vgl. den IX. Abschnitt.)

Nach Beobachtungen von Kerner und Delpino dienen reifartige Wachsüberzüge, indem sie die Oberfläche der betreffenden Stengelorgane »schlüpfrig« machen, bisweilen zur Abhaltung von Ameisen von den Nektarien der Blütenregion (Salix daphnoides, pruinosa, Fritillaria imperialis, Umbelliferen usw.). Auch ich konnte beobachten, daß kleine Ameisen, welche die extrafloralen Nektarien von Vicia sepium besucht hatten, auf den bereiften Blütenschaft von Hyacinthus silvestris gebracht, nur langsam und mit sichtlicher Kraftanstrengung unter wiederholtem Ausgleiten vorwärts kamen, während sie über eine mehrere Zentimeter breite Zone des Schaftes, von welcher der Wachsüberzug abgewischt war, mit Leichtigkeit hinwegliefen. In welcher Weise ein Körnchenüberzug das Emporklettern von Ameisen verhindert, ist von Knoll gezeigt worden. Seine Versuche mit den Blättern von Cotyledon pulverulenta und Iris pallida haben ergeben, daß sich die Wachskörnchen von der Oberfläche der Epidermis sehr leicht ablösen, so daß die Haftlappen der Ameisenbeine, an denen die Wachskörnchen festkleben, keinen Halt finden können. So erlangen die Körnchenüberzüge sekundär auch für die Beziehungen der Pflanzen zur Tierwelt eine Bedeutung. Dies wird namentlich dann wahrscheinlich, wenn die Wachsüberzüge bloß relativ schmale Querzonen der Stengelorgane bedecken, oder an diesen besonders mächtig ausgebildet sind; so an den Knoten von Saccharum officinarum und verschiedener Bambusarten.

Wachsüberzüge, die in Form von Körnchen oder Stäbchen auftreten, können leicht abgewischt werden; es ist sonach eine vorteilhafte Einrichtung, daß der abgewischte Wachsüberzug bei vielen Pflanzen regeneriert wird. Bei Rubus biflorus und Macleya cordata erfolgt nach Tittmann die Regeneration sogar mehrere Male hintereinander.

Wir wenden uns jetzt der mechanischen Bedeutung der verdickten Außenwände der Epidermis zu[5]). Daß für die Hautgewebe eine gewisse Festigkeit unerläßlich ist, bedarf keines Beweises. In der Tat zeichnen sich die cuticularisierten Außenwände durch ein bedeutendes Festigkeitsmodul aus. Nach Versuchen von O. Damm beträgt dieses pro Quadratmillimeter wirksamer Querschnittsfläche etwa 5—10 kg. Ein frei präparierter Epidermisstreifen von Aristolochia Sipho reißt z. B. erst bei einer Belastung von durchschnittlich 10,1 kg pro Quadratmillimeter. Für Acacia dealbata bestimmte Damm das Festigkeitsmodul zu 9,2 kg, für Aucuba japonica zu 7,7 kg, für Ilex aquifolium zu 5,3 kg. Das Festigkeitsmodul gewöhnlicher Zellulosewände beträgt dagegen nach Schwendener nur etwa 1 kg. — Es wäre demnach eine einseitige Auffassung, wenn man die Dickwandigkeit und Cuticularisierung der Epidermis immer nur auf die Herabsetzung der Transpiration beziehen wollte. In nicht seltenen Fällen zielen diese Merkmale in erster Linie nicht auf Transpirationsschutz ab, sondern

auf Erhöhung der Festigkeit. Wenn sich z. B. die lederartigen Blätter vieler Tropengewächse, die in der Regenzeit fast täglich dem heftigen Anprall der tropischen Regengüsse ausgesetzt sind, sehr häufig durch dickwandige Epidermen auszeichnen, so liegt hierin vor allem eine Anpassung an die starke mechanische Inanspruchnahme vor. Dem erforderlichen Transpirationsschutze würden in feuchtem Tropenklima auch dünnere Außenwände genügen.

Ein wichtiger Vorteil, der mit der Steifheit der verdickten Epidermiswände verbunden ist, besteht darin, daß die Kontraktionen, welche bei Wasserverlust eintreten, für die unter der Epidermis gelegenen zartwandigen Gewebe infolge jener Steifheit mit schwächeren Zerrungen und Pressungen verknüpft sind, und daß bei der Wiederaufnahme von Wasser die früheren Dimensions- und Lagerungsverhältnisse leichter und sicherer wiederhergestellt werden können. Die stark verdickten Epidermiszellwände bilden derart in ihrer Gesamtheit ein mehr oder weniger starkes Gehäuse, worin die zarteren Gewebe in geschützter Lage eingeschlossen sind.

Die Steifheit der verdickten Außenwände wird sehr häufig durch nach innen vorspringende Leistennetze erhöht. Die einzelnen Leisten bilden Vorsprünge der Cuticularschichten, die mehr oder weniger tief in die Seitenwandungen der Epidermiszellen eindringen (Fig. 22 *A*). Jede Masche eines solchen Leistennetzes entspricht also dem Umriß einer Epidermiszelle. Auf Querschnitten sind die Leisten von keil- oder zapfenförmigem, bisweilen lanzettähnlichen Aussehen.

Die Festigkeit der Epidermisaußenwände ist schließlich auch als ein mehr oder minder wirksames Schutzmittel gegen Tierfraß anzusehen. Dies wird besonders dann zutreffen, wenn die Härte der verdickten Wandungsteile durch Einlagerung von Kieselsäure oder von kohlensaurem Kalk erhöht wird. Nach der bei mineralogischen Untersuchungen üblichen Ritzmethode hat Emma Ott Beobachtungen über den Härtegrad verkieselter und verkalkter Epidermiswände angestellt und gefunden, daß mit den Stengeln von Equisetum ramosum, litorale, silvaticum, pratense u. a., deren Oberhäute verkieselt sind, Calcit noch geritzt werden kann, was dem 3. Grad der Mohsschen Härteskala entspricht. Die noch stärker verkieselten Epidermen von Equisetum hiemale und Telmateia ritzten noch Fluorit (4. Grad der Härteskala). Mit der Fruchtschale von Coix Lacryma konnte sogar noch Opal geritzt werden (7. Grad der Härteskala). Durch Verkalkung wird der 3. Härtegrad erreicht: Celtissamen ritzen noch Calcit. — Es kann daher nicht überraschen, daß die mit verkieselten Oberhäuten versehenen Equiseten, Cyperaceen und Gramineen gegen Schneckenfraß sehr gut geschützt sind[6]). Als Stahl die Blätter kieselfrei erzogener Gräser an Schnecken verfütterte, wurden sie bald aufgezehrt, während verkieselte Blätter nur sehr langsam gefressen oder auch ganz verschmäht wurden. Auch die Einlagerung zahlreicher kleiner Kalkoxalatkristalle in die verdickten Außenwände der Epidermis, wie sie z. B. bei Welwitschia mirabilis, verschiedenen Mesembryanthemumarten und manchen Nyctagineen zu beobachten ist, wird wohl von diesem Gesichtspunkt aus zu beurteilen sein[7]).

Mit einigen Worten ist jetzt noch auf einige Eigentümlichkeiten der Oberflächenbeschaffenheit der Epidermis einzugehen. Bei vielen Pflanzen, die auf sonnigen Standorten gedeihen, sind die Oberseiten der Laubblätter sehr

glatt und glänzend; besonders häufig läßt sich dies in den Tropen beobachten, wo die zahllosen Glanzlichter, die von den Laubblättern reflektiert werden, den physiognomischen Charakter der Vegetation sehr wesentlich mitbestimmen[8]). Man wird nicht fehlgehen, wenn man das Glänzen der Cuticula als ein Schutzmittel gegen zu intensive Insolation betrachtet, indem auf diese Art einem Teil der auffallenden Sonnenstrahlen der Eintritt in das Blattgewebe durch Reflexion verwehrt wird. Sehr häufig zeichnen sich glatte Oberhäute durch leichte Benetzbarkeit aus, was ein rasches Abfließen des auffallenden Regenwassers oder ein rasches Sichausbreiten und Verdunsten ermöglicht. Diese Art der Entwässerung der Blattfläche wird allerdings nur dann am Platze sein, wenn die Epidermis keine Spaltöffnungen aufweist, die ja sonst leicht kapillar verstopft werden könnten. Spaltöffnungen führende Epidermen sind deshalb meist schwer benetzbar und, wie schon oben erwähnt wurde, häufig mit Wachsüberzügen versehen, welche die Regentropfen ohne Benetzung abrollen lassen. Durch leichte Benetzbarkeit zeichnen sich auch, wie Stahl[9]) gezeigt hat, die samtglänzenden Epidermen verschiedener Tropengewächse aus (Cyanophyllum magnificum, Begonien, verschiedene Marantaceen, Orchideen u. a.), deren papillös vorgestülpte Epidermisaußenwände jeden auffallenden Wassertropfen durch Kapillarattraktion sofort zu einer äußerst dünnen Schicht ausbreiten, die dann alsbald verdunstet. Die gleiche Wirkung haben möglicherweise auch jene zarten Leistennetze, die auf der Oberfläche der Epidermis so häufig vorkommen und gewöhnlich auf Fältelungen der Cuticula beruhen.

Am Schlusse dieser Besprechung der Epidermisaußenwände sind noch die Veränderungen zu erörtern, die sie im Alter unter dem Einflusse der Atmosphärilien und des Dickenwachstums der betreffenden Organe erleiden. Es kommen hier jene Epidermen in Betracht, welche durch mehrere Vegetationsperioden, also jahrelang, das alleinige Hautgewebe des Organes vorstellen. Solche Oberhäute sind nicht so selten; sie kommen z. B. bei verschiedenen Lauraceen vor (Cinnamomum officinarum, Laurus nobilis), bei Rosaceen (Rosa alpina, canina, multiflora, Kerria japonica), Leguminosen (Acaciaarten, Sophora japonica), Aquifoliaceen (Ilexarten), Aceraceen (Acer striatum, palmatum, Negundo), Cornaceen (Cornus alternifolia, Aucuba japonica), Oleaceen (Jasminumarten) u. a. Daß solche Epidermen mit mächtig verdickten Außenwandungen versehen sind, erscheint begreiflich; von größerem Interesse ist es aber, daß die Außenwände einer steten Erneuerung unterworfen sind, indem die obersten Wandschichten sukzessive abschilfern oder zerbröckeln, während von unten her stets neue Schichtenkomplexe hinzutreten. Bei Acer striatum vollzieht sich jener Prozeß der Abbröckelung in besonders instruktiver Weise. Am einjährigen Zweig ist die Epidermis noch ganz glatt (Fig. 24 *A*), die mit Wachs infiltrierten Cuticularschichten sind von beträchtlicher Dicke und grenzen sich gegen die im Querschnitt bogigen und sehr dünnen Zelluloseschichten scharf ab. Der sehr zarten Cuticula ist ein dünner, krustenförmiger Wachsüberzug

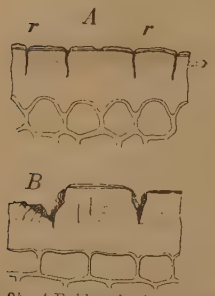


Fig. 24. *A* Epidermis eines einjährigen Zweiges von Acer striatum; *rr* Risse in der Cuticula und den Cuticularschichten. V. 370. *B* Epidermis eines sechsjährigen Zweiges desselben Baumes. V. 330.

ufgelagert. Im Spätherbst lassen sich in den Außenwänden bereits zahlreiche ängsrisse nachweisen, die in radialer Richtung bis ungefähr gegen die Mitte er Cuticularschichten reichen und gerade über den Seitenwandungen auftreten. iese radialen Längsrisse sind die erste Folge der tangentialen Dehnung, der ie Außenwände der Epidermis infolge des Dickenwachstums des Zweiges ausesetzt sind. Betrachten wir nunmehr die Epidermis eines sechsjährigen Astes ig. 24 *B*), so fällt uns eine ganze Reihe von charakteristischen Veränderungen uf. Die Dicke der Außenwände, oder richtiger der Cuticularschichten, hat beächtlich zugenommen; die Zelluloseschichten sind nicht mehr bogig, sondern erade gestreckt, und auch die viel größere Breite der Epidermiszellen deutet uf eine starke tangentiale Dehnung hin. Die schmalen Radialrisse haben sich u förmlichen Klüften erweitert, auch tangentiale Risse treten auf, und von nnen aus hat eine mehr oder weniger ausgiebige Verwitterung und Abbröckeng der oberen Cuticularschichten stattgefunden[10]).

3. Die Seiten- und Innenwände. Nachdem wir nunmehr die Außenvand der Epidermiszelle und ihre Teilfunktionen kennen gelernt, wollen wir uch noch den übrigen Wandungen einige Aufmerksamkeit schenken. Es interssieren uns zunächst die radialen oder Seitenwände, in deren Ausbildung ich zwei verschiedene physiologische Leistungen der Epidermis geltend machen.

Die eine dieser Leistungen charakterisiert die Oberhaut nach den Unteruchungen Westermaiers als einen »Wassergewebsmantel«, auf dessen Eigenümlichkeiten wir bei Besprechung des Inhaltes der Epidermiszellen noch näher ingehen werden. Diese Funktion verlangt zur Erzielung eines »blasebalgähnichen« Spieles bei der Wasserabgabe und -aufnahme, sowie zur Erleichterung llseitiger Wasserbewegung dünne Seitenwände. In der Tat zeichnen sich die adialen Wandungen der typischen Epidermiszellen durch ihre Zartheit aus. Wenn sie der Festigkeit halber verdickt sind, so besitzen sie meist zahlreiche unde oder ovale Tüpfel, die den Stoffverkehr, speziell die Wasserbewegung, on Zelle zu Zelle aufrecht erhalten. Bei verschiedenen Stylidiumarten, besonders chön bei Styl. streptocarpum, hat Burns[11]) sogar typische Hoftüpfel beobachtet, ie sonst nur an den Wänden der Wasserleitungsröhren vorkommen.

Andererseits betraut das mechanische Prinzip die Seitenwandungen mit der ufgabe, den für die Epidermis notwendigen festen Zusammenhang der einzelnen Zellen herzustellen. Die Epidermis wird nämlich überaus häufig auf Zugestigkeit in Anspruch genommen. Infolge der Gewebespannung unterliegt sie ler Wirkung nicht unansehnlicher Zugkräfte, welche bei Stengelorganen sowohl n longitudinaler, als auch namentlich in transversaler Richtung wirksam werden; lurch die Biegungen der Blätter im Wind erfolgt gleichfalls eine allseitige Inspruchnahme der Zugfestigkeit der Epidermis. Der wechselseitige Verband hrer Zellen muß also ein möglichst fester sein; die Seitenwandungen sind deshalb häufig gefaltet oder gewellt, wodurch die seitlichen Berührungsflächen der Zellen entsprechend vergrößert werden (Fig. 25 *A*, *B*). Die einzelnen Zellen erhalten dabei einen lappigen oder zackigen Umriß, und fügen sich so aneinander, daß eine vollständige Verzahnung der Ränder eintritt, ganz ähnlich wie n den Zahnnähten des Wirbeltierschädels. An longitudinal gestreckten Organen, wie Stengeln, Grasblättern, sind es die Längsseitenwände der gleichfalls gestreckten Epidermiszellen, die manchmal auffallend gewellt sind. Namentlich zeichnen

sich die Gräser, eine in anatomischer Hinsicht überhaupt sehr hochdifferenziert Pflanzengruppe, durch eine solche Verzahnung ihrer Epidermiszellen aus. An den Blättern der Dikotylen beschränkt sich die Faltung und Wellung der Seitenwandungen zumeist auf die Epidermis der Unterseite, deren Außenwände meist dünner sind, als die der oberen Epidermis.

Wenn sich die Wellung auf die gesamte Höhe der Seitenwände erstreckt so wird durch sie eine Aussteifung der Epidermiszellen erzielt, die ein zu weit gehendes Kollabieren bei Wasserverlust hintanhält. An zarten Blumenblättern treten an den gewellten Seitenwänden häufig auch noch rippenförmige Membranleisten auf, die sich zuweilen spalten und zu Membranfalten erweitern. Sie stellen dann Hohlsäulen vor, die zwischen der Außen- und Innenwand eingeschaltet sind und die Strebefestigkeit der Epidermis erhöhen.

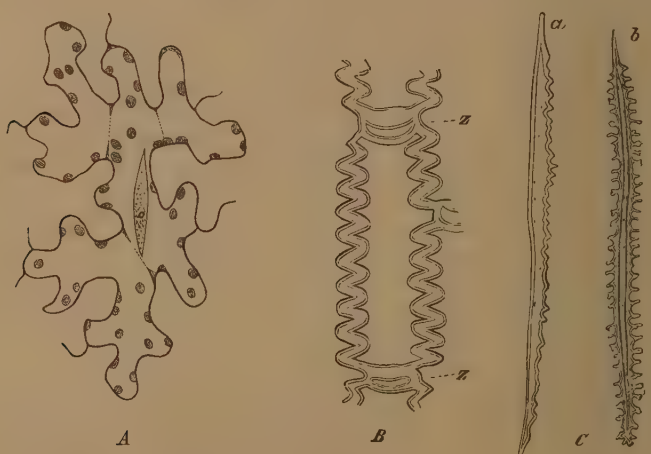


Fig. 25. *A* und *B* Epidermiszellen mit gewellten Seitenwandungen. *A* von der Blattunterseite von Impatiens parviflora. V. 420. *B* von der Blattunterseite von Festuca ovina, bei *z* halbmondförmige Zwergzellen. V. 400. *C* subepidermale mechanische Zellen mit zahnartigen Seitenfortsätzen aus der Spelze von Oryza sativa nach Höhnel; *a* einfach, *b* doppelt gesägte Zellen. V. 136.

Den Innenwänden der Epidermiszellen kommt die Aufgabe zu, eine hinreichend feste Verbindung der Epidermis mit den darunter liegenden Geweben herzustellen. Besondere Einrichtungen sind hierzu meist nicht notwendig. Schon bei gewöhnlichem Bau haften die Epidermiszellen häufig so fest an dem darunter liegenden Gewebe, daß bei dem Versuche, sie abzuziehen, meist eine bis mehrere subepidermale Zellagen mit losgetrennt werden. — Eine ganz eigentümliche und besonders feste Verbindungsweise der Epidermis mit dem hypodermalen Gewebe hat v. Höhnel[12]) an den Spelzen verschiedener Gramineen nachgewiesen. Er fand nämlich, daß bei verschiedenen Gräsern (Oryza sativa, Sorghum vulgare, Setaria germanica, Triticum Spelta, Hordeum vulgare) die unter der äußeren Epidermis der genannten Organe befindlichen Bastzellen seitliche Fortsätze aufweisen, die wie Sägezähne aussehen. Diese Fortsätze sind in entsprechende Löcher der inneren Epidermiszellwandungen eingefügt, so daß eine vollständige

Verzapfung der subepidermalen Bastzellen mit den Epidermiszellen eintritt Fig. 25 *C*).

So wie die Seitenwandungen, sind gewöhnlich auch die Innenwände der Epidermiszellen zarter, dünner als die Außenwandungen, so daß der diosmotische Stoffverkehr mit dem darunter befindlichen Gewebe ungehindert erfolgen kann. An den Laubblättern verschiedener Pflanzen (Diosmeen, Sapindaceen, Salix-, Prunus-, Cytisusarten, Daphne, Betula alba, Quercus pedunculata, Erica carnea u. a.) sind nach den Beobachtungen Radlkofers[13]) u. a. die Innenwände schleimig verdickt, was wohl nichts anderes als eine besondere Form der Wasserspeicherung bedeutet (Fig. 26). In diesen Fällen übernimmt die verschleimte Membran eine Funktion, die in der typischen Epidermis dem Zellsafte zukommt.

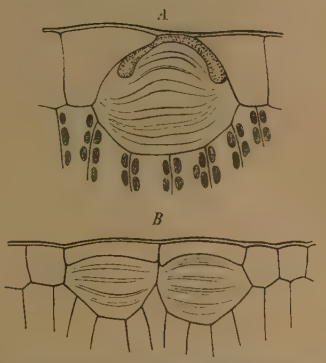


Fig. 26. Epidermiszellen mit schleimig verdickten Innenwänden; *A* von der Blattoberseite von Theobroma Cacao, *B* von der Blattoberseite von Pterocarpus saxatilis.

4. Der Zellinhalt. Die Epidermiszellen besitzen stets einen lebenden Protoplasten in Gestalt eines dünnen Plasmaschlauches, der klaren, meist farblosen Zellsaft umschließt. Außer dem Zellkern kommen im Protoplasten sehr häufig auch Leukoplasten (besonders bei Monokotylen) und Chlorophyllkörner vor; letztere treten um so spärlicher auf, je typischer die Epidermis ausgebildet ist und je intensiver sie beleuchtet wird[14]). Der Chlorophyllmangel der Epidermiszellen hängt aber nicht etwa damit zusammen, daß die Chloroplasten in ihnen zu stark durchleuchtet und infolgedessen geschädigt würden. Schon die chlorophyllhaltigen Spaltöffnungszellen lehren, daß bloße Durchleuchtungsunterschiede unmöglich die scharfe Grenze zwischen chlorophylloser Epidermis und chlorophyllreichem Palisadengewebe bedingen können. Die Chlorophyllarmut oder das vollständige Fehlen von Chlorophyllkörnern in der Epidermis ist vielmehr eine Folge der Arbeitsteilung und steht zunächst mit der Wasserspeicherung der Epidermis im Zusammenhang: die typische Epidermis der vegetativen Organe, vor allem der Laubblätter, ist, wie Westermaier[15]) gezeigt hat, als ein peripherer Wassergewebsmantel aufzufassen.

Eine ganze Reihe von anatomischen und physiologischen Eigentümlichkeiten steht mit dieser Teilfunktion der Epidermis als Schutzmittel gegen Wasserverlust und Austrocknung im Zusammenhang. Die Epidermis besitzt vor allem die Fähigkeit zur abwechselnden Speicherung und Abgabe von Wasser. Bei zu starker Transpiration des Organs gibt sie einen großen Teil ihres wässerigen Inhaltes an die grünen Assimilationszellen ab, deren osmotische Saugkraft größer ist, als jene der Epidermiszellen. Die Kollabeszenz ist demnach beim Welken zuerst an dem epidermalen Wassergewebe wahrnehmbar: die dünnen Seitenwandungen werden vom Kohäsionszug des schwindenden Zellsaftes wellenförmig verbogen, die Zellen sinken zusammen. Bei erneuter Wasseraufnahme erfolgt

dann wieder die Geradestreckung der Seitenwände. Dieses blasebalgähnliche Spiel der Epidermiszellen kann sich beliebig oft wiederholen. Daß es zu den charakteristischen Eigenschaften des epidermalen Wassergewebes gehört, kann nicht nur aus der Zartheit und Biegsamkeit seiner Seitenwände erschlossen werden; es geht auch, wie Westermaier mit Recht hervorhebt, aus dem Umstande deutlich hervor, daß bei dem Vorhandensein von radialen Strebevorrichtungen, die bei eintretender Trockenheit ein Zusammensinken des Assimilationsgewebes verhüten, die betreffenden Strebepfeiler (Olea europaea u. a. oder Strebewände (Kingia australis) bloß bis zu den Innenwänden der Epidermis reichen. Das Zusammensinken der Epidermiszellen soll eben nicht verhütet werden.

Da es von vornherein sehr wahrscheinlich ist, daß dem epidermalen Wassergewebe an den verschiedenen Punkten der Organoberfläche unter Umständen auch verschiedene Wassermengen entzogen werden, so erscheint zum Zweck einer leichten Zuströmung des Wassers nach den Orten des stärksten Verbrauches ein ungehinderter Wasserverkehr zwischen den einzelnen Epidermiszellen notwendig. Diese Kontinuität des ganzen Systems ist in der Regel durch die Zartheit der Radialwände und, falls sie verdickt sind, durch zahlreiche Tüpfel hinreichend gesichert. Außerdem gibt es aber auch noch manche spezielle Einrichtungen, die zur Förderung der Kontinuität des epidermalen Wassergewebes bestimmt sind. Solche Einrichtungen treten namentlich über den subepidermalen Skelettsträngen auf; bei den Cyperaceen z. B. sind die über den Bastrippen der Stengel und Blätter gelegenen Epidermiszellen häufig besonders niedrig; um nun eine den Wasserverkehr hemmende gänzliche Kollabeszenz dieser Zellen zu verhüten, besitzen die Innenwände dieser Zellen eigentümliche kegelförmige Vorsprünge, die stark verkieselt sind und nach Westermaier eine Arretiervorrichtung gegen ein zu tiefes Herabsinken der Außenwände vorstellen.

Je höher die Epidermis ist, je reichlicher sie demnach Wasser zu speichern vermag, desto mehr kommt ihre Bedeutung als Wassergewebe zur Geltung. Verschiedene Commelinaceen, Orchideen, Begoniaceen usw. besitzen solch voluminöse Epidermiszellen. Bei Pflanzen trockener Standorte, speziell bei Wüstengewächsen, wird der Fassungsraum der Epidermiszellen häufig durch papillöse Vorstülpung der Außenwände vergrößert, die bisweilen bis zur Ausbildung von großen Wasserblasen führt, zu denen sich einzelne Epidermiszellen entwickeln. Hierher gehört z. B. das bekannte Mesembryanthemum crystallinum, dessen Stengel und Blätter wie von Eisperlen übersät erscheinen (Fig. 27). Nach Volkens[16]) zeichnen sich auch noch verschiedene andere Bewohner der ägyptisch-arabischen Wüste durch den Besitz von »Wasserblasen« aus (Reseda pruinosa und arabica, Aizoon canariense u. a.). — Andererseits ist das Wasserspeicherungsvermögen der typischen, niederen Epidermiszellen zwar entsprechend geringfügig, doch deshalb nicht ganz belanglos. Um über die Leistungsfähigkeit der gewöhnlichen Epidermis als Wassergewebe wenigstens annähernd eine zahlenmäßige Vorstellung zu gewinnen, habe ich für die Laubblätter einiger Holzgewächse zu berechnen versucht, welchen Bruchteil des täglichen Transpirationsverlustes die beiderseitige Epidermis zu decken vermag, wenn sie durch Wasserabgabe an das Assimilationsgewebe auf die Hälfte ihres Volumens zusammensinkt. Indem ich bezüglich der Ausführung dieser Berechnungen auf

die Anmerkung[17]) verweise, will ich an dieser Stelle bloß das Ergebnis mitteilen. Danach würde die Epidermis des Laubblattes von Aesculus Hippocastanum etwas über 2 Stunden lang den durchschnittlichen Transpirationsverlust des Mesophylls decken können; die Epidermis des Laubblattes von Corylus Avellana wäre dagegen bloß knapp $^3/_4$ Stunden, jene von Pirus communis bloß etwa 40 Minuten lang imstande, den Transpirationsverlust des Mesophylls zu ersetzen. Daraus geht hervor, daß bei Fortdauer der durch die Spaltöffnungen vermittelten, stomatären Transpiration die Leitungsfähigkeit der gewöhnlichen Epidermis als Wassergewebe kaum in Betracht kommen könnte. Tatsächlich wird aber bei Laubblättern mit verschließbaren Spaltöffnungen die Epidermis gar nie in die Lage kommen, die beträchtlichen Wasserverluste des Assimilationsgewebes, welche auf stomatärer Transpiration beruhen, ersetzen zu müssen. Denn bei beginnendem Welken reagieren zunächst, wie Mohl, Leitgeb u. a. gefunden haben, die Schließzellen der Spaltöffnungsapparate durch vollständigen Spaltenschluß; die stomatäre Transpiration wird sistiert, die cuticuläre Transpiration ist aber selbst im direkten Sonnenlicht meist so gering, daß der dadurch bedingte Wasserverlust verhältnismäßig ziemlich lange ausschließlich auf Kosten der Epidermiszellen erfolgen kann. Angewelkte Blätter von Aesculus Hippocastanum, Corylus Avellana und Pirus communis geben innerhalb 24 Stunden so wenig Wasser ab, daß die bis auf die Hälfte ihres Volumens kollabierenden Epidermiszellen bei Aesculus etwa $16^1/_2$, bei Corylus fast 6, bei Pirus 7 Stunden lang die Transpirationsverluste allein zu decken imstande sind. Das Assimilationsgewebe braucht also innerhalb dieser Zeiträume nicht wasserärmer zu werden, vorausgesetzt natürlich, daß nicht die Konzentration des Zellsaftes der transpirierenden Epidermiszellen so zunimmt, daß diese den angrenzenden Mesophyllzellen durch osmotische Saugung Wasser entziehen. Jedenfalls ist es also keine unbegründete Annahme, wenn man auch der gewöhnlichen, relativ niederen Epidermis die Fähigkeit zuschreibt, bei bloß cuticulärer Transpiration zeitweilig als Wassergewebe zu fungieren.

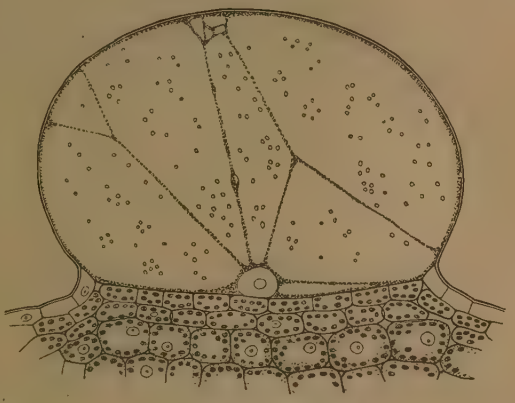


Fig. 27. Epidermale Wasserblase des Stengels von Mesembryanthemum crystallinum; Längsschnittansicht.

Wenn bisweilen im Zellsafte der Epidermiszellen vegetativer Organe ein Farbstoff, meist rotes bis blauviolettes Anthokyan (Erythrophyll), gelöst ist, so hängt eine solche Färbung der Epidermis, sofern sie überhaupt von Nutzen ist, wohl immer mit den Beziehungen der Organe zum Lichte zusammen[18]). In einer Anzahl von Fällen dürfte es sich hier um einen Schutz der subepidermalen Gewebe gegen zu intensive Beleuchtung handeln, wobei also die Färbung der

Epidermis im Dienst ihrer Funktion als schützendes Hautgewebe stünde. Denn Zerstörung des Chlorophylls nach Wiesner) und allzusehr gesteigerte Atmung (nach Pringsheim) sind die Folgen einer zu starken Intensität der Beleuchtung, welche durch die gefärbte Epidermis wie durch einen roten Schirm gedämpft wird. Zugunsten dieser Auffassung sprechen verschiedene Tatsachen. Schon H. v. Mohl hat auf die häufige Rötung junger Triebe und Keimpflanzen aufmerksam gemacht, in denen das erst im Entstehen begriffene Chlorophyll der Zerstörung durchs Licht besonders ausgesetzt ist. Die Rotfärbung durch Anthokyan tritt ferner sehr häufig als Winterfärbung ausdauernder Blätter auf, deren Chlorophyll im Winter deshalb eines ausgiebigeren Schutzes gegen die zerstörende Wirkung des Lichtes bedarf, weil bei niederer Temperatur keine nennenswerte Neubildung von Chlorophyll stattfindet. Dagegen kann die Rot- oder Violettfärbung der Laubblattunterseiten verschiedener Schattenpflanzen natürlich nicht von diesem Gesichtspunkt aus gedeutet werden; v. Kerner vermutet, daß in diesen Fällen ein Teil der sonst aus dem Blatt austretenden Lichtstrahlen durch Absorption seitens des Anthokyans in Wärme umgewandelt und so der Pflanze noch dienstbar gemacht wird.

Einer experimentellen Prüfung sind diese Annahmen zunächst von Kny unterzogen worden. Er fand, daß eine alkoholische Chlorophyllösung hinter einem mit Anthokyanlösung gefüllten doppelwandigen Glasgefäß erheblich später mißfarbig wurde, als hinter einem mit farblosem Zuckerrübendekokt gefüllten Gefäße. Ferner konnte er feststellen, daß sich gleich große Quantitäten von roten und grünen Blättern derselben Spezies (Fagus silvatica, Corylus Avellana usw.) bei direkter Besonnung ungleich stark erwärmten, und zwar mit wenigen Ausnahmen in dem Sinne, daß die Temperatur in dem mit roten Blättern gefüllten Gefäß im Maximum um 4° C mehr betrug, als in dem mit grünen Blättern gefüllten. — Später hat Stahl die stärkere Erwärmung erythrophyllhaltiger Blätter und Blattpartien durch thermoelektrische Versuche nachgewiesen. Als Wärmequelle diente eine Gasflamme in Schmetterlingsform, die in einer Entfernung von 30 cm von dem senkrecht zur Oberseite beschienenen Blatt angebracht wurde. So erwärmten sich die roten Blätter von Sarcanthus rostratus um 1,5—1,82° C mehr, als die grünen. Bei Sempervivum tectorum betrug die Temperaturdifferenz 1,67°, bei Begonia heracleifolia var. nigricans 1,35°, bei Pelargonium peltatum 0,22°. Gleichsinnige Ergebnisse lieferten auch Schmelzversuche mit aufgestrichener Kakaobutter. Stahl erblickt den Vorteil dieser durch den roten Farbstoff vermittelten Erwärmung einerseits in einer Förderung der Stoffwanderungs- und überhaupt der Stoffwechselprozesse, andererseits in einer Steigerung der Transpiration; letzteres namentlich im Hinblick auf das häufige Vorkommen rotgefleckter oder unterseits gleichmäßig roter Blattspreiten bei Pflanzen sehr feuchter Standorte, zumal im tropischen Regenwald. Ob aber bei Pflanzen, die doch zumeist in tiefem Schatten wachsen, durch das vorhandene Erythrophyll eine nennenswerte Erwärmung bzw. Transpirationssteigerung erzielt wird, erscheint sehr zweifelhaft. Darüber könnten nur an den natürlichen Standorten durchgeführte Transpirationsversuche einen Aufschluß geben. — Für die Beurteilung der Versuche von Kny und Stahl kommt in Betracht, daß die dazu verwendeten Blätter nicht immer bloß in ihrer Epidermis roten Zellsaft aufwiesen, sondern daß bei manchen Arten auch das Assimilations-

gewebe rot gefärbt war. — Im ganzen und großen kann nicht geleugnet werden, daß die physiologische bzw. ökologische Bedeutung des Anthokyans im Bereiche der Vegetationsorgane trotz verschiedener interessanter Einzelbeobachtungen noch recht ungewiß ist.

Sehr häufig enthalten die Epidermiszellen beträchtliche Gerbstoffmengen[19]), besonders in überwinternden Blättern. Warming ist geneigt, darin ein Schutzmittel gegen Austrocknung zu erblicken, welcher die arktisch alpinen Pflanzen bei mangelnder Schneebedeckung leicht ausgesetzt sind. Stahl dagegen erblickt darin in erster Linie ein Schutzmittel gegen Schneckenfraß. Auch gegen die Angriffe von Schmarotzerpilzen könnte der Gerbstoffgehalt der Oberhaut Schutz gewähren.

5. Nebenfunktionen der Epidermis. Keine andere Gewebeart ist ihrer Lage nach so sehr geeignet, zu verschiedenartigen Nebenfunktionen herangezogen zu werden, als wie die Epidermis. Ihre periphere Lagerung macht sie vor allem geeignet, auch in solche Beziehungen der Pflanzenorgane zur Außenwelt vermittelnd und regulatorisch einzugreifen, die mit den Schutzbedürfnissen der Pflanze gegenüber der Außenwelt nichts zu tun haben. Wenn diese Beziehungen den Bau der Epidermiszellen so sehr abändern, daß ihr Charakter als schützende Oberhautzellen ganz oder größtenteils verloren geht, wenn also ein vollständiger Funktionswechsel eintritt, dann sind die betreffenden Zellen überhaupt nicht mehr als Epidermiszellen anzusprechen: sie können z. B. zu spezifisch mechanischen Zellen, zu Assimilationszellen usw. geworden sein und sind dann den entsprechenden Gewebesystemen beizuzählen. Hier sind nur jene Nebenfunktionen der Epidermis zu besprechen, die ihren Gesamtcharakter als Hautgewebe intakt lassen.

Die mechanische Bedeutung der verdickten Außenwände der Epidermiszellen geht zuweilen über die Bedürfnisse hinaus, die an die Festigkeit der Epidermis als Hautgewebe gestellt werden. Am häufigsten werden die Epidermiszellen des Blattrandes zu weitergehenden mechanischen Leistungen herangezogen. Sie haben den Blattrand gegen die Scherkräfte des Windes, gegen sein Einreißen zu schützen, und sind deshalb mit viel dickeren Außenwänden versehen, als jene der Blattspreite. — Eine ganz andere mechanische Aufgabe übernehmen die Epidermiszellen bei der Herstellung der Nahtverbindungen der Hüllblätter verschiedener Blütenknospen, die von Raciborski[20]) eingehender untersucht worden sind. Diese Nahtverbindungen an den Kanten der sich seitlich berührenden Blattorgane können auf zweierlei Art zustande kommen. Entweder wachsen die Epidermiszellen selbst zu zahnartigen Fortsätzen aus, die sich zwischeneinander schieben (Zellennaht, z. B. bei den Kelchen der Onagrarieen, den valvaten Kronblättern der Rubiaceen, Asclepiadeen, Campanulaceen, Loranthaceen, Umbelliferen u. a. Fig. 28 *A*); oder die Verzahnung erfolgt nur durch Leisten und Zapfen der Epidermisaußenwände bzw. der Cuticula (Cuticularnaht, z. B. bei Hedera Helix, Fig. 28 *B*). Bei den Rhizophoraceen u. a. kommen beiderlei Verzahnungsarten nebeneinander vor. In der Regel wird die Nahtverbindung durch ein Druck von innen gelöst. Zuweilen bleibt aber die Hülle geschlossen, oder sie wird, da die Nahtverbindung eine zu feste ist, zerrissen und abgeworfen (Kronblätter von Vitis).

Sehr häufig zeigen die Außenwände der Epidermiszellen eine deutlich papillöse Vorwölbung, die bei den Blättern mancher Schattenpflanzen bis zur Bildung konischer Hautpapillen gesteigert wird. Durch dieses anatomische Merkmal kommen bestimmte optische Nebenfunktionen der Epidermis zum Ausdruck. Schon vor vielen Jahren habe ich darauf hingewiesen[21]), daß solch papillöse Epidermiszellen als Sammellinsen fungieren können, die eine intensivere Durchleuchtung der seitenwandständigen Chlorophyllkörner in den entsprechend gelagerten Palisadenzellen bewirken und dadurch die Assimilation begünstigen. Gegenwärtig bringe ich die »Linsenfunktion« der papillösen Epidermiszellen in erster Linie mit der Perzeption der Lichtrichtung in Beziehung; in einem späteren Abschnitte wird davon ausführlicher die Rede sein. Auch Stahl[22]) erblickt in den konischen Epidermiszellen der »Sammetblätter«, abgesehen von ihrer Bedeutung für die rasche Trockenlegung der Blattspreiten, optische Apparate, die als Licht- oder Strahlenfänge fungieren. »Durch sie wird das Blatt befähigt, auch solche Strahlen aufzunehmen, die unter sehr großem Einfallswinkel auf seine Fläche eintreffen und für Blätter von dem gewöhnlichen Bau, mit flacher Außenwand der Oberhautzellen, verloren sind.« Die nebenstehende Konstruktion (Fig. 29) zeigt die Wirkungsweise einer Epidermispapille als Strahlenfang. Der schräg einfallende Lichtstrahl *ab*, der bei flacher Außenwand zum guten Teil reflektiert würde, trifft normal die Papillenwand und dringt ohne wesentliche Ablenkung durch die benachbarte Epidermiszelle in das Assimilationsgewebe ein. Der Strahl *a'b'* wird bei *c* total reflektiert und dringt nun ungefähr senkrecht ins Blattinnere ein. Der Strahl *a''b''* endlich, der normal zur Blattfläche einfällt, wird zwar bei *b''* durch Reflexion stark geschwächt, allein der reflektierte Teil geht nicht verloren, sondern dringt in die benachbarte Zelle ein. Es erfolgt also tatsächlich eine vollkommenere Ausnützung der dem Blatte zur Verfügung stehenden

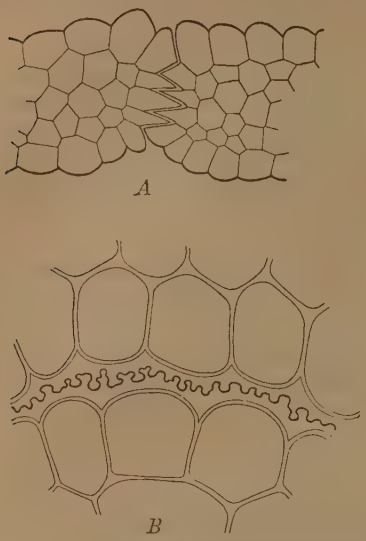


Fig. 28. *A* Zellennaht zwischen zwei Kelchblättern von Boisduvallia concinna nach Raciborski. *B* Cuticularnaht zwischen zwei Perigonblättern von Hedera Helix.

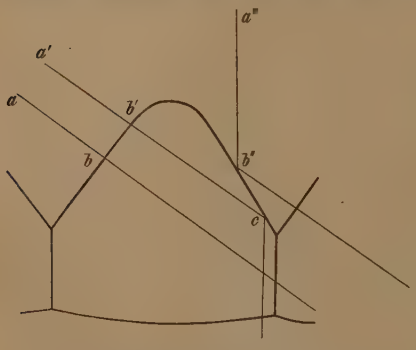


Fig. 29. Papillöse Epidermiszelle als »Strahlenfang«. Erklärung im Text. Nach Stahl.

Lichtmenge. Dadurch wird die Assimilation und namentlich auch die Transpiration begünstigt. Letzteres folgert Stahl u. a. daraus, daß Pflanzen mit Sammetblättern ganz vorwiegend nur in sehr feuchten Tropengegenden vorkommen.

Gewisse Nebenfunktionen der Epidermis werden durch das Vorkommen von Tüpfeln in ihren Außenwänden anatomisch zum Ausdruck gebracht. Bei Zellen mit gewellten Seitenwänden kommen nicht selten in den Buchten gelegene Randtüpfel vor (Gramineen, Juncaceen, Cyperaceen, verschiedene Dikotylen). Ambronn[23]) faßt sie mit wenigen Ausnahmen als funktionslose Begleiterscheinungen der Wellung der Seitenwände auf. Mit dem Zustandekommen dieser Wellungen sind nach seiner Ansicht Zug- und Druckspannungen verbunden, die das Dickenwachstum der Außenwände dergestalt modifizieren, daß porenähnliche Kanäle gebildet werden. Wahrscheinlicher ist aber doch, daß die Randtüpfel mit bestimmten Funktionen betraut sind; in welcher Weise sie z. B. zur Perzeption der Lichtrichtung seitens der Laubblattspreite dienen können, wird in dem Abschnitte über die Sinnesorgane besprochen werden. Wenn die gesamte Außenwand mit wenigen oder auch zahlreichen Tüpfeln versehen ist, wie an den Laubblättern von Coffea, Cocculus laurifolius, Cinnamomum aromaticum, Camellia japonica u. a., so ist zunächst an irgendeinen Stoffverkehr mit der Außenwelt zu denken. Bei der Lianengattung Salacia läßt sich auch mit großer Wahrscheinlichkeit angeben, worin derselbe besteht. Die ungemein reichliche Wasserausscheidung, welche die Blätter dieser Lianen auf beiden Seiten allnächtlich zeigen, erfolgt bei dem Mangel besonderer Wasserausscheidungsorgane voraussichtlich durch die zahlreichen Tüpfel der Epidermisaußenwände. — Endlich wäre hier noch auf die Fühltüpfel in den Außenwänden der Ranken verschiedener Cucurbitaceen und anderer Organe hinzuweisen, die für Kontaktreize empfindlich sind. Die Plasmaauskleidungen dieser Tüpfel stellen Perzeptionsorgane für Berührungsreize vor und können deshalb erst in einem späteren Abschnitte genauer besprochen werden.

B. Die mehrschichtige Epidermis.

Wenn die Pflanze zur Ausbildung ihrer Oberhaut mehr als nur eine Zelllage verwendet, so ist dies wohl immer als eine Folge gesteigerter Ansprüche an die Leistungsfähigkeit der Epidermis aufzufassen. Diese Steigerung kann sich entweder auf ihre die Transpiration herabsetzenden Eigenschaften beziehen, oder auf ihre Festigkeit, oder endlich auf ihre Funktion als Wassergewebsmantel. Alle drei Fälle sollen nun durch einige Beispiele erläutert werden.

Bei Viscum album und anderen Viscoideen wird nach den Untersuchungen O. Damms[24]) die primäre Epidermis der Zweige im Laufe der Jahre dadurch verstärkt und ergänzt, daß auf der Außenseite der angrenzenden Rindenparenchymzellen Cuticularschichten auftreten. Der Vorgang beginnt damit, daß die Schließzellen der Spaltöffnungsapparate, sowie einzelne Epidermiszellen die Fähigkeit verlieren, ihre Außenwände durch Bildung neuer Cuticularschichten zu verstärken. Indem nun in den benachbarten Epidermiszellen die Verdickung der Außenwände fortdauert, werden jene Zellen aus der Reihe der übrigen Epidermiszellen hinausgerückt, und nun beginnt unter ihnen die Bildung von Cuticular-

schichten an den Außenwänden des Rindenparenchyms. Die obenerwähnten Zellen werden so von Cuticularschichten vollständig eingeschlossen und sterben ab. Dieser Vorgang setzt sich von außen nach innen durch mehrere Zellagen des Rindenparenchyms hindurch fort, und so entsteht an älteren Zweigen ein mehrschichtiges Hautgewebe, das im wesentlichen aus übereinander gelagerten Cuticularschichten besteht, zwischen denen die abgestorbenen Reste der Plasmakörper auftreten. Die Gesamtdicke dieses »Cuticularepithels« wie es Damm genannt hat, beträgt an alten Viscumästen über einen halben Millimeter. Auf seiner Außenseite treten bei zunehmendem Dickenwachstum der Zweige meist radiale Risse auf (Fig. 30), die sich zu Klüften erweitern und das Abbröckeln und Abblättern der äußeren Cuticularschichten einleiten. Bei den Viscoideen bleibt diese mehrschichtige Epidermis das einzige Hautgewebe; Periderm wird nicht gebildet. Bei verschiedenen Menispermaceen wird aber das »Cuticularepithel« nach einigen Jahren durch Korkgewebe ersetzt. —

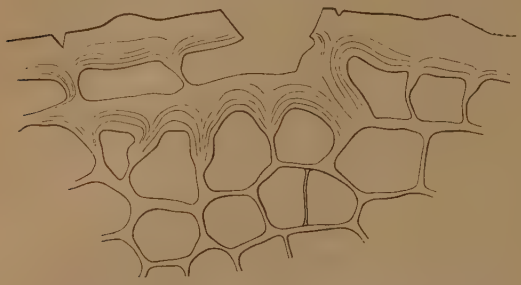


Fig. 30. Beginnende Bildung von »Cuticularepithel« auf dem Querschnitte durch einen älteren Zweig von Viscum album.

Bei Pinus silvestris und verschiedenen anderen Pinusarten werden an den Laubblättern zur Erhöhung der Steifheit der Epidermis die Wandungen der oberflächlich gelegenen Zellschicht ringsum sehr stark verdickt, so daß die Zellumina enge Spalten bilden (Fig. 31). Feine Porenkanäle strahlen hauptsächlich gegen die vier Zellecken aus. Die eigentlichen Cuticularschichten sind mäßig dick. Alle übrigen Wandungsteile sind gegen außen gleichfalls cutinisiert, gegen innen zu mehr verholzt. Diese Zellschicht, die Epidermis im engeren Sinne des Wortes, dient also ausschließlich zur Herabsetzung der Transpiration und zur Herstellung eines festen »Hautskelettes«. Die darunter befindliche Zellschicht erinnert im Querschnitte durch die Form ihrer Zellen, den farblosen Inhalt und die nur schwach verdickten Seiten- und Innenwände an gewöhnliche Epidermiszellen; sie übernimmt augenscheinlich jene Teilfunktion der typischen Epidermis, die sich bei dieser durch die obengenannten Merkmale kennzeichnet: sie repräsentiert einen wenn auch nur schwach entwickelten Wassergewebsmantel. So werden die Teilfunktionen der einschichtigen Epidermis im Blatte von Pinus auf zwei Zellschichten verteilt, es liegt eine höhere Stufe der Arbeitsteilung vor.

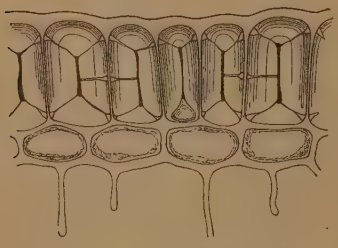


Fig. 31. Querschnitt durch die doppelte Epidermis des Blattes von Pinus montana.

Bei den meisten Bromeliaceen ist an den Laubblättern eine zweischichtige Epidermis vorhanden. Die äußere Zellage besitzt nur schwach verdickte, doch stark cutinisierte Außenwände. Die Innenwandungen dagegen sind meist so stark verdickt, daß die Zellumina nur schmale Spalten bilden. Die Wände der zweiten Zellschicht sind entweder ringsum gleichmäßig verdickt (Fig. 32 *A*), oder die Außenwände zeichnen sich durch etwas größere Dicke aus und bilden dann mit den Innenwänden der äußeren Lage einen besonders dicken und festen Membrankomplex (Fig. 32 *B*). Da dieser in seiner ganzen Ausdehnung des Cutins entbehrt, so hat er vor allem Festigkeitsansprüchen zu genügen, der Transpirationsschutz wird so gut wie ausschließlich durch die cutinisierten Außenwände der ersten Zellage gewährt. Zwei Teilfunktionen, die bei der einschichtigen Epidermis von der verdickten und zugleich cutinisierten Außenwand besorgt werden, erscheinen demnach in der zweischichtigen Epidermis der Bromeliaceen auseinandergelegt und auf die verschiedenen Membranpartien von zwei Zellschichten verteilt. Die Funktion der Wasserspeicherung seitens der Epidermis entfällt, da die Bromeliaceenlaubblätter ohnehin mit Wassergewebe reichlich versehen sind.

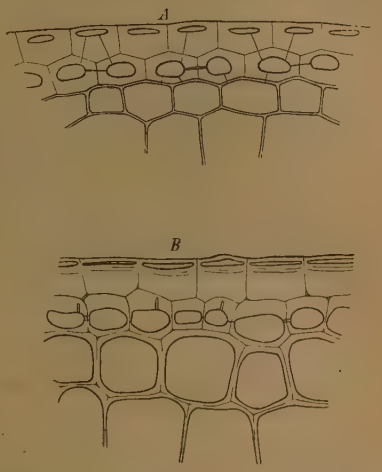


Fig. 32. *A* Epidermis der Laubblattoberseite von Bilbergia viridiflora; *B* desgleichen von Vriesea sp.

Viel häufiger ist es aber gerade diese Funktion, welche die Mehrschichtigkeit der Epidermis bedingt. Als Vorstufe dazu kann es gelten, wenn nur einzelne Epidermiszellen (Tradescantia zebrina) oder eine größere Anzahl solcher (Blattunterseite von Passerina ericoides, Stengel von Ephedraarten) durch je eine Tangentialwand geteilt werden. Zweischichtig wird auf diese Weise die Epidermis der Blattoberseite von Peperomia arifolia, zwei- bis vierschichtig jene von Begonia manicata, Peperomia blanda u. a. Solche Fälle bilden dann bereits den Übergang zur Ausbildung eines mehr- bis vielschichtigen peripheren Wassergewebes. Da in diesem, mit Ausnahme der oberflächlichen Zellage, die Funktion der Wasserspeicherung zur alleinigen Hauptfunktion wird, so soll es, um Wiederholungen zu vermeiden, erst im Abschnitt über das Speichersystem eingehender besprochen werden.

C. Die Anhangsgebilde der Epidermis[25]).

An den meisten Pflanzen wächst eine größere oder geringere Anzahl von jugendlichen Epidermiszellen gewöhnlich einzeln, selten gruppenweise zu sehr verschiedenartig geformten ein- oder mehrzelligen Anhangsgebilden aus, die man als Haarbildungen (Trichome) im weitesten Sinne des Wortes bezeichnet.

In der Mehrzahl der Fälle sind nämlich diese Auswüchse der Epidermis haarförmig, wenn sie auch andererseits nicht selten die Gestalt von Schuppen, Stacheln, Warzen oder Blasen besitzen.

Man kann sich eine ungefähre Vorstellung von der überaus großen Formenmannigfaltigkeit der Haarbildungen machen, wenn man bedenkt, daß sie nur wenigen Pflanzenfamilien vollständig oder fast gänzlich fehlen (so unter den Phanerogamen den Potameen und Lemnaceen), daß es fast gar keine physiologische Leistung gibt, die sie nicht übernehmen könnten, und daß endlich selbst ein und dasselbe Organ oft mehrerlei epidermale Anhangsgebilde aufweist.

Im einfachsten Fall ist das Haar nichts anderes, als eine schlauchartige Ausstülpung der Außenwand einer Epidermiszelle. Als Beispiel seien die Haare der Campanulaceen und Cruciferen erwähnt. Bei letzteren tritt Gabelung und Verzweigung auf, ohne daß das Haar mehrzellig würde (Fig. 33). In der Mehrzahl der Fälle ist aber die Haarbildung von Zellteilungen begleitet; der erste dieser Teilungsvorgänge hat gewöhnlich eine Scheidung des in der Epidermis steckenden »Fußstückes« vom eigentlichen Körper des Haares zur Folge. Zuweilen findet nur diese eine Zellteilung statt. Viel häufiger aber werden die Haare mehr- und vielzellig, indem sie sich zu Zellfäden (ev. verzweigten Haaren), Zellflächen (Schuppen) oder selbst zu Zellkörpern (Zotten, Warzen, Hautstacheln) ausbilden. Der Fuß des Haargebildes befindet sich entweder im gleichen Niveau, wie die übrigen Epidermiszellen, oder am Grund einer grübchenartigen Einsenkung der Oberfläche, nicht selten auch am Scheitel einer Emergenz, die von dem subepidermalen Gewebe gebildet wird. Bei schräg abstehenden Haaren tritt an der Basis auf der Konvex- oder Konkavseite häufig ein kleines Polster auf, das von den an grenzenden Epidermiszellen, zuweilen auch noch von einigen Rindenzellen gebildet wird. Nach Renner sollen diese basalen Polsterbildungen zur Aufrichtung der dem Blatt oder Stengel ursprünglich dicht angedrückten Haare dienen. Vielleicht handelt es sich aber um Aussteifungen der Haarbasis, da schräg abstehende steife Haare an Stengeln und Blattstielen eine Schutzeinrichtung gegen das Aufkriechen kleiner Tiere bilden können. — Die den Fuß umgebenden Epidermiszellen weichen auch sonst sehr oft von den übrigen durch ihre Form, zuweilen auch durch die Beschaffenheit ihrer Wände ab und umgeben als »Nebenzellen« kranz- oder rosettenartig den Fuß des Haares.

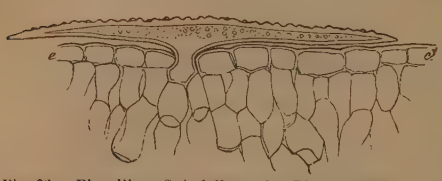


Fig. 33. Einzelliges Spindelhaar der Blattunterseite von Cheiranthus Cheiri. Nach de Bary. (de Bary, Vergl. Anatomie.)

Je nach ihrer Funktion weisen die Haarbildungen lebende Plasmakörper auf, oder sie bestehen aus abgestorbenen Zellen. Auch die Beschaffenheit der Zellwände hängt natürlich ganz von den physiologischen Leistungen dieser Organe ab.

Schon oben wurde erwähnt, daß die Haare sehr verschiedenartigen Funktionen angepaßt sind, zum nicht geringen Teil auch solchen Funktionen, die mit den Aufgaben der Epidermis gar nichts gemein haben. So gibt es Wasser

absorbierende und ausscheidende Haargebilde, überaus mannigfaltig gebaute Drüsenhaare, federartige Haarbildungen an Samen und Früchten, die als Flugapparate dienen, endlich auch reizperzipierende Haare. Es ist demnach begreiflich, daß die anatomisch-physiologische Betrachtungsweise nur jene Haarbildungen als zur Epidermis gehörig betrachten kann, welche dieses Gewebe in seiner Aufgabe als Hautgewebe unterstützen. Nur sie können in diesem Abschnitte besprochen werden.

Vor allem kommt hier in Betracht, daß durch einen Haarüberzug die Transpiration der betreffenden Organe herabgesetzt, und so die Gefahr der Austrocknung verringert wird. Es ist ja ohne weiteres einleuchtend, daß ein dichter Überzug von trockenen »Deckhaaren« wie ein Schirm wirken muß[26]), der das Organ vor direkter Insolation und ihrer transpirationsteigernden Wirkung schützt. Er verzögert auch den Luftwechsel über der transpirierenden Fläche und verringert aus diesem Grunde gleichfalls den Wasserverlust.

Diese beiden Momente müssen natürlich bei Beurteilung des Transpirationsschutzes, den ein dichter Haarüberzug gewährt, entsprechend auseinandergehalten werden. Wenn wir in Übereinstimmung mit obiger Annahme bei vielen Steppen- und Wüstenpflanzen, ferner bei vielen Vertretern der mediterranen und Hochgebirgsflora eine dichte Behaarung wahrnehmen, und zwar auch jener Blattseiten, welche direkt besonnt werden, so wirkt hier der Haarüberzug in erster Linie als Lichtschirm. Wenn sich dagegen der Haarfilz bei dorsiventralem Bau des Blattes auf die beschattete Seite beschränkt, welche die Spaltöffnungen trägt, d. i. gewöhnlich die morphologische Unterseite des Blattes, so setzt er durch Erschwerung des Gaswechsels, durch Schaffung eines »windstillen« Raumlabyrinthes die Transpiration herab. Das gleiche gilt für die Behaarung vieler arktischer Pflanzen, sowie auch vieler Vertreter der Paramovegetation in den venezolanischen Anden, wo die Gefahr der Austrocknung nicht durch die Insolation, sondern durch heftige und in den arktischen Gegenden überaus trockene Winde gegeben ist.

Über die Leistungsfähigkeit eines wolligen oder filzigen Haarkleides als Schutzmittel gegen zu starke Transpiration liegen exakte Versuche bis jetzt nicht vor. Um wenigstens ein Beispiel anführen zu können, habe ich mit den beiden ausgewachsenen, nahezu gleichgroßen Blättern eines Blattpaares von Stachys lanata, die beiderseits mit einem sehr dichten, wolligen Haarüberzuge versehen sind, einen entsprechenden Transpirationsversuch durchgeführt. Wie dicht die Behaarung bei dieser Pflanze ist, geht daraus hervor, daß die Blattoberseite 120 Haare pro 1 qmm aufweist, wonach die ganze ca. 13 qcm große Blattfläche 156000 Haare besitzt. — Beide Blätter wurden unterseits mit Kakaowachs überzogen, und von einem Blatte das oberseitige Haarkleid mittels einer gekrümmten Schere vorsichtig entfernt. Nach Einkittung der kurzen Blattstiele in mit Wasser gefüllten Glasfläschchen transpirierten die Blätter 24 Stunden lang bei einer Temperatur von 20—25° C, ohne von der Sonne beschienen zu werden. Der Transpirationsverlust des behaarten Blattes betrug 0,646 g, der des geschorenen 0,915 g. Die Verdunstungsgrößen beider Blätter verhielten sich also wie 1 : 1,42. Nun wurden die Blätter eine Stunde lang der direkten Insolation ausgesetzt, wobei die Sonne allerdings ungefähr 20 Minuten hindurch von leichten Wolken umschleiert war. Der Transpirationsverlust des behaarten

Blattes betrug jetzt 0,08 g, der des geschorenen 0,167 g. Dies entspricht dem Verhältnis von 1 : 2,09[27]). Die Transpirationsgröße des behaarten Blattes erscheint also bei direkter Insolation um mehr als die Hälfte herabgesetzt, und zwar handelt es sich hierbei vorzugsweise um die stomatäre Transpiration, da auch die behaarte Blattoberseite zahlreiche Spaltöffnungen trägt. Man sieht also, daß ein dichtes wolliges Haarkleid bei direkter Besonnung in der Tat einen sehr ausgiebigen Transpirationsschutz gewährt. Geringer, aber noch immer ansehnlich genug ist dieser Schutz bei diffuser Beleuchtung, wobei ja hauptsächlich nur die Erschwerung des Luftwechsels in Betracht kommt.

Ein dichter Haarüberzug wird übrigens in manchen Fällen auch noch in anderer Hinsicht als Schutzmittel dienen. In Wüsten und Steppen dürfte er einen Schutz gegen die starke nächtliche Wärmestrahlung darbieten; bei sich entfaltenden Blättern kann er, wie Wiesner betont hat, den sich entwickelnden Chlorophyllapparat vor den schädlichen Folgen direkter Besonnung schützen. Solche Haarüberzüge der Blattoberseite gehen dann später oft spurlos verloren; ein auffallendes Beispiel hierfür sind die Blätter von Tussilago farfara.

Die Art der Ausbildung der Haarüberzüge, welche den Pflanzen einen Schutz gegen meteorologische Einflüsse verschiedener Art gewähren, ist überaus mannigfaltig. Meist handelt es sich um mehrzellige Haare, die verzweigt oder unverzweigt sein können. Wenn sie der Blattoberfläche in einer Richtung dicht anliegen, so bilden sie oft einen seidenglänzenden Überzug (Convolvulus

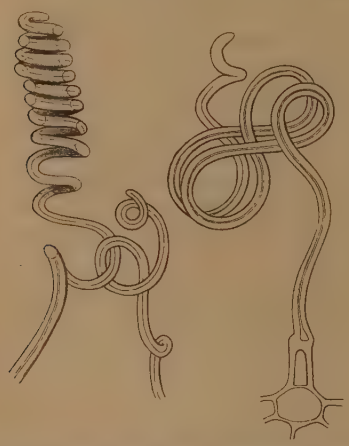


Fig. 34. Schraubig gewundene oder Schlingen bildende Filzhaare der Blattunterseite von Banksia stellata.

Fig. 35. Schuppenhaar der Laubblattoberseite von Hippophaë rhamnoides.

cneorum, nitidus usw.), wenn sie unregelmäßig gewunden, gekrümmt oder korkzieherförmig gedreht sind, so kommt ein wolliges oder filziges Haarkleid zustande (Gnaphalium Leontopodium, Banksia stellata u. v. a.) (Fig. 34). Durch wechselseitige Verschränkung, Verhäkelung und Umrankung wird so sehr häufig ein ungemein dichter und fester Haarfilz gebildet. Eine besonders zweckmäßige Ausgestaltung dieses Haarkleides hat Goebel[28]) bei der Compositengattung Espeletia beschrieben, die zur venezolanischen Paramovegetation gehört. Die unverzweigten, auf beiden Blattseiten auftretenden Haare steigen zunächst rechtwinklig zur Blattfläche an, beschreiben dann eine sehr flache Schraubenwindung,

steigen wieder steiler an, worauf eine zweite flache Windung folgt, usw. Dadurch, daß bei allen Haaren die flachen Schraubenwindungen annähernd in einer Ebene liegen, kommt eine regelmäßige Schichtung des Haarfilzes zustande. Dichtere Zonen wechseln mit lockeren Schichten ab, wodurch der Luftwechsel immer wieder aufs neue erschwert wird. Man sieht leicht ein, daß dies eine besonders vorteilhafte Einrichtung gegen die austrocknende Wirkung der heftigen Winde vorstellt, welche auf den Paramos herrschen. — Mehr oder minder dichte Überzüge werden ferner von Sternhaaren und Büschelhaaren gebildet, die derart entstehen, daß die Initialzelle des Haares durch eine Anzahl antikliner Wände geteilt wird, worauf dann jede Zelle zu einem Haar auswächst; das ganze Büschel besitzt ein gemeinsames Fußstück; Beispiele hierfür liefern die Malvaceen, Cistineen, Crotonarten u. a. Endlich werden bei manchen Pflanzen die schützenden Haarüberzüge von kurzgestielten Schild- oder Schuppenhaaren gebildet, wie sie besonders schön und typisch entwickelt bei Oleaceen und Elaeagneen vorkommen (Fig. 35).

Am merkwürdigsten und zweckmäßigsten sind diese Schildhaare nach Bobisut auf der Blattunterseite von Arenga saccharifera gebaut. Die Haarschuppen sind bei dieser Palme nicht nur am Rande mit zahlreichen schlauchförmigen Ästen versehen, die so dicht miteinander verfilzt sind, daß man die Grenzen der einzelnen Schuppen unmöglich erkennen kann; auch auf den Unterseiten der Schuppen sind zahlreiche Zellschläuche entwickelt, die gegen die Epidermisoberfläche zu wachsen, dicht gedrängt beisammenstehen, reich gelappt sind und mit den Läppchen fast vollständig ineinander verzahnt erscheinen. So wird ein äußerst dichter Filz gebildet, der sich der Oberfläche der Epidermis lückenlos anschmiegt.

Gehen wir jetzt zu jenen Haarbildungen über, die als Schutzmittel gegen die Angriffe von Tieren dienen, so tritt uns auch hier eine große Mannigfaltigkeit und in manchen Fällen ein besonders zweckmäßiger Bau entgegen. Die hierher gehörigen Haargebilde lassen sich, wenn wir von den Drüsenhaaren absehen, in zwei Gruppen teilen. Zur ersten Gruppe gehören jene Haare, die nur durch mechanische Verletzung wirken, während in der zweiten Gruppe auch noch eine Giftwirkung hinzutritt und dann die Hauptrolle spielt.

Durch mechanische Verletzung wirken die steifen, kurzen Borstenhaare, deren Wände häufig verkalkt oder verkieselt sind und nach außen vorspringende Knötchen und Höcker besitzen, die das Festsitzen der in die Weichteile des Tieres eingedrungenen Haare begünstigen (Fig. 33). Die Asperifolien und viele Cruciferen sind durch solche »Feilhaare«, wie sie von Stahl bezeichnet werden, gegen das Aufkriechen von Schnecken und Raupen, sowie gegen die Angriffe von Weidetieren vortrefflich geschützt. Noch wirksamer sind die mit zahlreichen Widerhaken versehenen Angelborsten der Opuntien.

Zu den zweckmäßigsten Schutzmitteln der Pflanzen gegen die Tierwelt gehören aber unstreitig die Brennhaare[29]), die bei den Urticaceen, den Loasaceen, bei Jatropha (Euphorbiacee) und Wigandia (Hydroleacee) angetroffen werden.

Jedes typisch gebaute Brennhaar besteht aus einer einzigen großen plasmareichen Zelle, welche mit ihrem unteren blasig erweiterten Ende, dem Bulbus,

in eine becherartige Emergenz eingesenkt ist (Fig. 36). Die Wände des Haares sind bis zum Bulbus hinab verdickt und spröde; bei den Urticaarten wird die Steifheit und Sprödigkeit der Membran im oberen Teile des Brennhaares hauptsächlich durch Verkieselung, im unteren durch Verkalkung bewirkt. Bei den Loasaceen beruht sie ausschließlich auf Verkalkung, bei Jatropha auf starker Verholzung der Wände. Von besonderem Interesse sind nun die zweckmäßigen mechanischen Einrichtungen im Bau der Brennhaarspitzen, die von mir genauer studiert worden sind. Bei allen typisch gebauten Brennhaaren endigt die Spitze mit einer kleinen köpfchenförmigen Anschwellung, die schon bei leiser Berührung leicht abbricht, worauf die geöffnete Spitze in die Schleimhaut des Tieres eindringen kann (Fig. 37 *A*, *B*). Das schief aufsitzende Köpfchen ist von mehr oder minder kugelförmiger oder eiförmiger Gestalt; bei den Loasaceen ist es gewöhnlich so klein, daß es sich von dem übrigen Teile des Haarendes gar nicht abgliedert (Fig. 37 *G*). Betrachtet man das Köpfchen in der Seitenansicht, so fällt sofort die ungleichmäßige Verdickung seiner Wände auf. Bei Urtica dioica bemerkt man an der konvexen Seite knapp über der schwachen, halsartigen Einschnürung des Halsendes eine schmale verdünnte Stelle, die sich von den verdickten Wandungsteilen häufig sehr scharf abhebt (Fig. 37 *A*). Auf der konkaven Seite bleibt die Wandung gleichfalls dünner, doch ist der Dickenunterschied hier nicht so groß, die dünne Stelle ist bedeutend breiter und geht allmählich in die stärker verdickten Wandpartien über. Ganz ähnlich sind die Brennhaarspitzen von Loasa papaverifolia gebaut; auf der konkaven Seite zeichnet sich die verdünnte Zellwandpartie, die mehr oder minder weit hinabreicht, durch besondere Zartheit aus (Fig. 37 *G*).

Fig. 36. Brennhaar von Urtica urens.

Es ist nun für die Funktion des Brennhaares von Wichtigkeit, daß das normale Abbrechen des Köpfchens stets in einer Verbindungslinie dieser dünnwandigen Stellen vonstatten geht. Die Abbruchstelle ist also durch den Bau der Wand genau vorgezeichnet. Durch diese Einrichtung wird aber nicht nur das Abbrechen des Köpfchens erleichtert; sie bezweckt überdies, der in den berührenden Körper eindringenden Haarspitze eine für diese Aufgabe möglichst günstige Gestalt zu geben. Dadurch, daß das Abbrechen nicht querüber, sondern stets schief abwärts zu erfolgt, wird zunächst eine überaus scharfe, lanzettähnliche Spitze geschaffen, worunter dann erst in seitlicher Lage die Öffnung auftritt, aus der die giftige Substanz in die Wunde entleert wird (Fig. 37 *B*). So erscheint die geöffnete Brennhaarspitze nach demselben Modell konstruiert wie die sog. Einstichkanülen, mit denen der Arzt die subkutanen Injektionen vornimmt, oder wie die hohlen Giftzähne von Schlangen.

Bei Loasa papaverifolia und Jatropha stimulata ist jene Partie der Zellwand, die nach dem Abbrechen des Köpfchens die scharfe Spitze bildet, noch ansehnlich stärker verdickt, als die weiter rückwärts gelegenen Zellwandpartien (Fig. 37 *G*, *H*). Bei Jatropha stimulata ist zwar auf der konkaven Seite des Haarendes die verdünnte Membranpartie sehr deutlich ausgeprägt, dagegen fehlt sie auf der konvexen Seite. Das Abbrechen erfolgt hier stets an der Ein-

schnürungsstelle unter dem Köpfchen, dort, wo die Verdickungsschichten der Membran eine scharfe Knickung erfahren haben. In phylogenetischer Hinsicht ist es von Interesse, daß innerhalb derselben Familie verschiedene Übergangsformen zwischen noch unvollkommen gebauten Brennhaarspitzen und dem besprochenen zweckmäßig konstruierten Bautypus zu beobachten sind (Fig. 37 *E*, *F*).

Was nun die giftige Substanz anlangt, die aus dem geöffneten Brennhaar in die Wunde entleert wird, so habe ich nachgewiesen, daß es sich hierbei nicht um Ameisensäure handelt, wie man früher fast allgemein annahm.

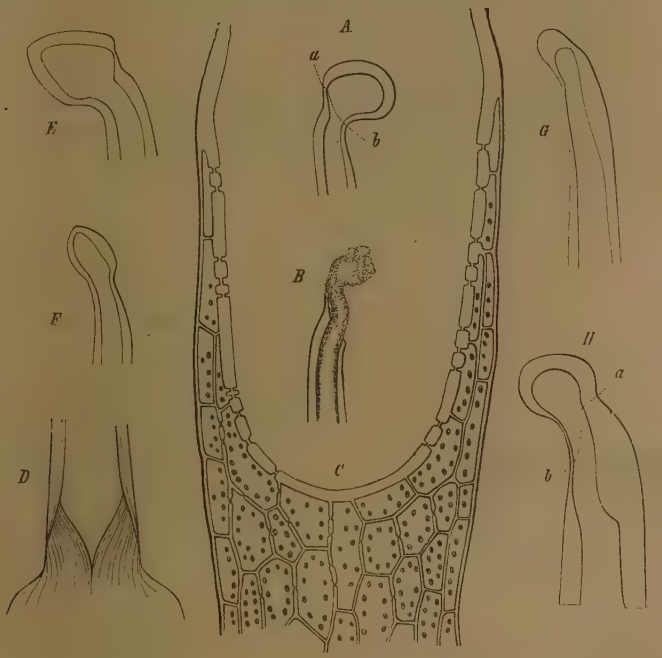


Fig. 37. Bau der Brennhaare; *A* Urtica dioica, *a—b* Abbruchlinie des Köpfchens; *B* geöffnete Brennhaarspitze von Urtica dioica; *C* Längsschnitt durch den Bulbus des Brennhaares von Urtica dioica; *D* basaler Teil der Brennhaarzelle von Urtica dioica nach Behandlung mit Schwefelsäure; die verkieselten Membranteile quellen nicht auf; *E* Brennhaarspitze von Urtica pilulifera; *F* desgl. von Laportea gigas; *G* desgl. von Loasa papaverifolia; *H* desgl. von Jatropha stimulata, *a—b* Abbruchlinie des Köpfchens.

Dagegen spricht schon die Tatsache, daß bei einigen tropischen Urticaarten (U. stimulans auf Java, U. urentissima auf Timor u. a.) der Stich der Brennhaare von überaus heftigen Giftwirkungen begleitet wird, die unmöglich der Ameisensäure zugeschrieben werden können. Heftige, lang andauernde Schmerzen, starrkrampfähnliche Zustände, ja selbst der Tod sind die Folgen einer derartigen Verletzung. Wie ich gefunden habe, besteht das Brennhaargift von Urtica dioica aus einer im Zellsafte gelösten eiweißähnlichen Substanz, die sich betreffs mancher Eigenschaften, speziell der Löslichkeitsverhältnisse, den Enzymen anschließt.

Hinsichtlich der Entleerung des giftigen Zellinhaltes ist zu bemerken, daß zur reichlichen Ejakulation bereits die Turgorspannung der nicht verkieselten oder verkalkten Membran des unteren Haarendes, des Bulbus, genügt. Wenn man, wie bereits Duval-Jouve gezeigt hat, das Köpfchen eines Nesselbrennhaares mit einer Nadelspitze berührt und abbricht, so tritt aus der Öffnung sofort ein kleines Tröpfchen Zellsaft aus. Bisweilen wird es förmlich ausgespritzt. Zweifelsohne trägt aber auch der Druck, welchen der Bulbus des Brennhaares durch den berührenden Körper erfährt, zur Entleerung des Zellsaftes bei. Dies geht u. a. schon daraus hervor, daß man sich mit ein und demselben Brennhaare zweimal hintereinander in wirksamer Weise stechen kann. Beim zweiten Stich ist selbstverständlich die Mitwirkung der Turgorspannung ausgeschlossen.

Die den Becher des Nesselbrennhaares bildenden Zellen zeichnen sich durch einen beträchtlichen Chlorophyllgehalt aus und sind wahrscheinlich als ein lokaler Assimilationsapparat des Brennhaares aufzufassen. Hierfür spricht auch der Umstand, daß an den verdickten Seitenwänden des Bulbus zahlreiche Tüpfel auftreten, die einen lebhaften Stoffverkehr zwischen der Brennhaarzelle und den Zellen des Bechers andeuten (Fig. 37 *C*).

Bei vielen Pflanzen sind nur die jüngeren Blätter mit einem schützenden Haarüberzuge versehen, während das ausgewachsene Blatt eines solchen entbehrt. Besonders gilt dies für die Oberseite der Laubblätter (Tussilago farfara, Petasites niveus u. a.). Ob der Haarverlust nur deshalb eintritt, weil er nach vollständiger Ausbildung der Cuticula und Cuticularschichten, sowie des Chlorophyllapparates überflüssig geworden ist, oder auch deshalb, weil er dem assimilierenden Blatte zu viel Licht entziehen, oder seine Funktionen sonstwie beeinträchtigen würde, läßt sich kaum mit Sicherheit entscheiden. Aus eingehenden Untersuchungen, die Keller[30]) über die Erscheinung des normalen Haarverlustes angestellt hat, geht hervor, daß sich dieser Vorgang auf zweierlei Art abspielt. Bei einzelligen Haaren, zuweilen auch bei mehrzelligen, bricht das Haar knapp über seiner Insertionsstelle ab, der Fuß des Haares wird geöffnet. Die ihn begrenzenden Wände sind meist schon vorher verdickt und cutinisiert worden; zuweilen nehmen sie ganz den Charakter typischer Epidermisaußenwände an. Besondere Einrichtungen, die das Abbrechen erleichtern, oder seine Stelle vorzeichnen sollen, kommen nach Keller nur selten vor. Bei Coscinium Blumeanum

Fig. 38. Abschluß der Epidermis unter alternden Drüsenhaaren auf der Laubblattoberseite von Rosmarinus officinalis. Die Seitenwände der Stielzelle verdicken sich so stark, daß das Lumen teilweise ganz verschwindet. Nach dem Abfallen des Drüsenköpfchens bleibt dann eine dickwandige Papille übrig.

fand ich die abfallenden einzelligen Haare der Laubblattoberseiten gegen die Basis zu auffallend verschmälert. Bei den einzelligen T-förmigen Haaren von Banisteria zeigt eine verdünnte Wandpartie die Bruchstelle an. Mehrzellige Haare werden in der Regel abgeworfen, d. h. es findet ein Ablösungsvorgang statt, indem sich die Querwand, welche die Fuß- oder Stielzelle von dem abfallenden Haarkörper trennt, in ihrer ganzen Ausdehnung spaltet. Schon vor der Trennung erfolgt die Cutinisierung jener Membranlamellen, die später bloßgelegt werden. Auch unter absterbenden Drüsenhaaren findet nicht selten ein derartiger Abschluß statt (Fig. 38), wodurch die Kontinuität des Hautgewebes gewahrt bleibt, und eine lokal zu sehr gesteigerte Transpiration, besonders aber das leichte Eindringen von Schmarotzerpilzen verhütet wird.

III. Das Periderm.

Die Epidermis kann in der Regel älteren Pflanzenorganen aus einem doppelten Grunde nicht genügen. Erstens bildet sie ein verhältnismäßig doch zartes Hautgewebe, das größere Pflanzenteile, wie die Stämme und Äste der Holzpflanzen, nicht mehr ausreichend schützt, und zweitens kann die Epidermis als Dauergewebe nur in seltenen Fällen dem Dickenwachstum der Organe durch eigenes Wachstum derart folgen, daß sie nicht bald zersprengt und zerrissen wird. Die Epidermis hat daher durch ein resistenteres, stärkeres Hautgewebe ersetzt zu werden, das außerdem die Fähigkeit besitzen muß, sich stets aufs neue zu regenerieren, damit das betreffende Organ in jedem Stadium des Dickenwachstums von einem schützenden Hautgewebe umkleidet wird. Zwei verschiedenartige Anforderungen, welche die Epidermis derart zu erfüllen imstande ist, daß ihre Zellen einesteils verdickte und cuticularisierte Außenwandungen und andernteils lebende Plasmakörper besitzen, steigern sich auf dieser höheren Stufe der Ausbildung des Hautsystems in solcher Weise, daß eine Gewebeart nicht mehr ausreicht, und notwendigerweise das Prinzip der Arbeitsteilung zur Geltung kommen muß. Das Periderm, wie wir das in Rede stehende Hautgewebe nennen, besteht demnach aus zwei Gewebearten: einem Dauergewebe, dem Kork, dessen Aufgabe es ist, die darunter liegenden Gewebe vor zu großer Wasserverdunstung, vor mechanischen Verletzungen und anderen Beschädigungen zu schützen, und einem Bildungsgewebe, dem Phellogen, welchem die Aufgabe der fortwährenden Regeneration des toten, infolge des Dickenwachstums immer wieder zerreißenden Korkgewebes zukommt.

A. Der Kork[31]).

Die einzelne Korkzelle ist meist von prismatischer bzw. tafelförmiger Gestalt mit 4—6seitiger Grundfläche. Die Zellwand ist ringsum dünnwandig oder mehr minder verdickt, und zwar meist gleichmäßig; selten besitzt die äußere Wand (Salix, Zanthoxylon fraxineum, Cytisus Laburnum, Fig. 39) oder die innere (Mespilus germanica, Viburnum opulus) eine größere Dicke. Nach den

Untersuchungen de Barys, die von Höhnel vielfach erweitert wurden, besteht die zwei Zellen trennende Korkzellwand gewöhnlich aus fünf verschiedenen Lamellen. Zuinnerst liegt beiderseits eine (bisweilen verholzte) Zelluloseschicht, dann folgt nach außen je eine verkorkte Lage, die sog. Suberinlamelle, der die ganze Zellwand ihre physiologisch wichtigen Eigenschaften verdankt, und dazwischen liegt dann noch die Grenz- oder Mittellamelle, die entweder die Reaktionen der Zellulose zeigt oder gleichfalls verholzt ist. Bei dünnen Zellmembranen kann die innere Zelluloseschicht auch fehlen; die Wände sind dann bis auf die Mittellamelle total verkorkt.

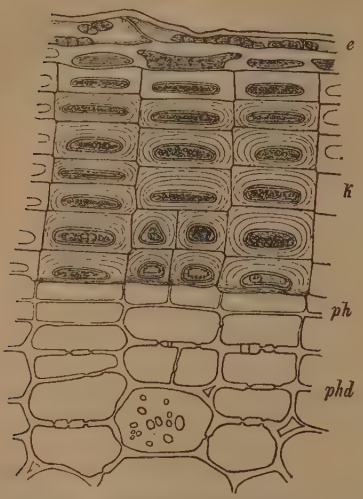


Fig. 39. Querschnitt durch das Periderm eines Zweiges von Cytisus Laburnum (im Winter), *e* die abgestorbene Epidermis (mit Pilzsporen), *k* die Korkzellagen, *ph* Phellogen, *phd* Phelloderm.

Die früher allgemein herrschende Ansicht, daß die als Suberin bezeichnete fettartige Substanz den sekundären Verdickungsschichten der Zellulosemembran (der Suberinlamelle) eingelagert sei, ist später von Gilson und van Wisselingh bestritten worden. Die genannten Forscher stellen das Vorhandensein von Zellulose in den verkorkten Membranschichten ganz in Abrede. Was die chemische Beschaffenheit des Suberins betrifft, so ist von Kügler, Gilson und van Wisselingh aus dem Kork von Quercus Suber die Phellonsäure isoliert worden, neben der nach Gilson noch zwei andere Säuren, die Suberinsäure und die Phloionsäure, auftreten. Ob diese Säuren in der verkorkten Membran als Glyzerinester enthalten sind, wie Kügler und van Wisselingh annehmen, oder ob das Suberin aus zusammengesetzten Äthern oder Kondensations- bzw. Polymerisationsprodukten der verschiedenen Säuren besteht, wie Gilson will, ist noch nicht sichergestellt. Wie von Höhnel gezeigt wurde, kann die Suberinlamelle auch verkieselt sein; dabei ist bemerkenswert, daß in der Regel nur solche Arten verkieselte Korke aufweisen, die auch in der Epidermis viel Kieselsäure enthalten.

Von den sonstigen Eigenschaften der Zellwände, die mit der Funktion des Korkes in Beziehung stehen, wäre noch erwähnenswert, daß Tüpfelkanäle sehr selten sind und daß sie nach v. Höhnel nur in der (inneren) Zelluloselamelle vorkommen, niemals aber die Suberinlamelle durchsetzen; erstere ist namentlich dann mit Tüpfeln versehen, wenn sie verdickt ist. Die Tüpfel fungieren offenbar nur in der lebenden, sich entwickelnden Korkzelle und erleichtern die Stoffzufuhr zu der in Ausbildung begriffenen Suberinlamelle. — Mit der physiologischen Aufgabe des ausgebildeten Korkgewebes steht es dagegen im Zusammenhange, wenn die Suberinlamelle der Außenwand stärker verdickt ist, als die der Innenwand; in diesem Falle besitzt dann gewöhnlich die innenseitige Zelluloselamelle eine größere Dicke, als der außenseitige Teil des Schlauches.

Der Inhalt der Korkzellen besteht, da es sich um abgestorbene Gewebselemente handelt, zumeist aus Luft. Namentlich gilt dies für dünnwandigen Kork mit weitlumigen Zellen. Ob dabei noch Reste des Plasmaleibes in Form eines dünnen Überzuges die Zellwände auskleiden oder nicht, ist nur von untergeordneter Bedeutung. Wichtiger dagegen ist es, daß viele dickwandige Korke in ihren Zellen gelbe bis rotbraune Inhaltsstoffe enthalten, welche die Zellumina ausfüllen und teilweise wenigstens aus Gerbstoffen und deren Zersetzungsprodukten (Phlobaphenen) bestehen. Daneben sind noch besondere Vorkommnisse zu erwähnen: das Betulin im Birkenkork und das in Form von nadelförmigen Kristallen auftretende Cerin im Bouteillenkork (Quercus Suber). Bisweilen kommt auch oxalsaurer Kalk in Form von Drusen (Quercus Suber) oder Raphiden (Testudinaria elephantipes) vor.

So wie die Epidermiszellen bilden auch die Korkzellen ein lückenloses Gewebe; abgesehen natürlich von jenen interzellularen Durchbrechungen, die Durchlüftungszwekken dienen. Die einzelnen Zellen ordnen sich gewöhnlich in radiale Reihen an und bilden Gewebeschichten von sehr ungleicher Dicke. Es gibt »Korkhäute«, die nur 2—3 Zelllagen stark sind, und dann wieder »Korkkrusten«, deren Durchmesser größer ist als der des von ihnen bedeckten Zweiges. Die Korkhäute bestehen gewöhnlich nur aus tafelförmigen Zellen und bilden glatte Überzüge der Rinde. Die Korkkrusten dagegen werden von weiten und weichen Korkzellen gebildet, zwischen denen am Ende jedes Vegetationsjahres dünne Zonen aus tafelförmigen Zellen eingeschaltet werden. Diese massigen Korkkrusten bilden keine gleichmäßigen Überzüge, sondern sind mit tiefen Längsfurchen versehen, so daß die Korkmassen flügelartige Vorsprünge bilden. Ungleiche Korkproduktion und Rißbildung infolge des Dickenwachstums sind die Ursachen dieser Erscheinung. — Während bei den meisten Holzgewächsen der Kork in Form von Häuten auftritt, beschränkt sich das Vorkommen von Kork-

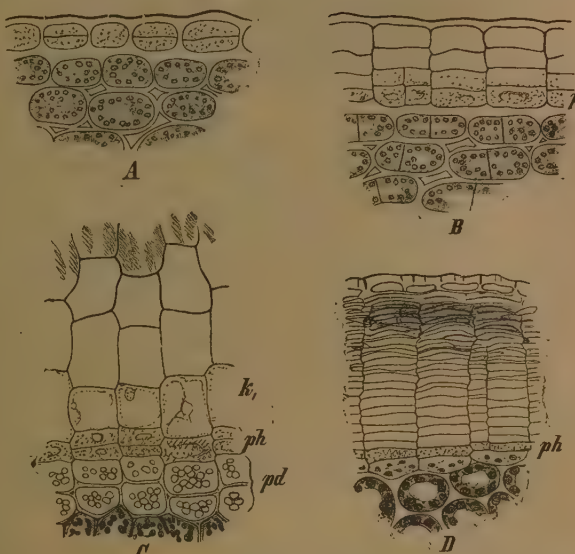


Fig. 40. Korkgewebe. *A* und *B* Entstehung des Korkes aus der Epidermis im Stengel von Scutellaria splendens. *C* weitzelliger Kork eines Zweiges von Ulmus suberosa; *ph* (wie bei den anderen Figuren) das Phellogen, dessen Zellen sich an mehreren Stellen soeben geteilt haben; *pd* Phelloderm, dessen Zellen mit Stärkekörnern erfüllt sind. In der untersten Korkzellage (*k*,) besitzen die Zellen noch lebende Plasmakörper. *D* Periderm eines einjährigen Zweiges von Prunus Padus.

krusten auf eine verhältnismäßig geringe Anzahl von Pflanzen. Hierher gehören die bekannten Korkeichen (Quercus Suber, occidentalis, auch Qu. pseudosuber), die jüngeren Triebe von Acer campestre, Liquidambar styraciflua, Ulmus suberosa, Evonymus europaea, von Banksia- und Hakeaarten, die Stämme der kletternden Aristolochien u. a. Von Höhnel wurde nachgewiesen, daß bei Ulmus suberosa, Evonymus europaea, Liquidambar styraciflua, Passiflora limbata u. a. die in Rede stehenden Gewebemassen zum großen Teil unverkorkte Zellwände besitzen und deshalb gar nicht als echte Korkgewebe zu betrachten sind. Höhnel bezeichnet solche Gewebe als »Phelloide«. Es hätte also die massige Entwickelung dieser Gewebe die mangelnde Verkorkung zu vertreten: die geringere Qualität würde durch die größere Quantität ersetzt werden. Übrigens läßt sich diese Auffassung nicht verallgemeinern; denn auch von Höhnel wird konstatiert, daß bei gewissen Pflanzen (Quercus Suber, Acer campestre, Aristolochia cymbifera, Peixotoa u. a.) die Korkflügel durchweg aus echtem Kork bestehen.

Wir wollen uns nunmehr den physikalischen Eigenschaften des Korkes zuwenden. Das hauptsächlichste Interesse beansprucht mit Rücksicht auf seine Funktion die sehr geringe Durchlässigkeit des Korkes für Wasser. Sie geht aus verschiedenen Versuchen hervor, die über den Einfluß des Korkes auf die Größe der Transpiration angestellt wurden. Von Nägeli und später von Eder[32]) wurden z. B. die Transpirationsgrößen von unverletzten und geschälten Kartoffeln verglichen, wobei der letztgenannte Autor zu dem Resultate kam, daß beispielsweise eine geschälte Kartoffel zu Beginn des Versuches in 24 Stunden 0,0397 g Wasser (pro 100 g Kartoffelgewicht) abgab, eine sehr fein geschälte Kartoffel dagegen 2,5548 g, also ungefähr 64 mal so viel. Nach einer Woche verlor die geschälte Kartoffel noch 44 mal so viel Wasser als die ungeschälte.

Um die Permeabilitätsverhältnisse dünner Korkhäute mit jenen der Epidermis vergleichen zu können, habe ich mit zweijährigen Zweigen einiger Holzgewächse Anfang Dezember folgende Versuche angestellt.

Die 20 cm langen Zweigstücke von Aesculus Hippocastanum, Syringa vulgaris, Sambucus nigra und Pirus communis wurden an den beiderseitigen Schnittflächen, an den Blattnarben und Lenticellen mit geschmolzenem Klebwachs sorgfältig verklebt und dann im Laboratorium bei einer Temperatur von 17—19° C und einer relativen Luftfeuchtigkeit von 50—60% drei Tage lang transpirieren gelassen. Die Transpirationsverluste wurden täglich durch Wägung bestimmt. Ebenso wurde, wie bei dem S. 102 beschriebenen Versuche, die Verdunstungsgröße einer freien Wasserfläche ermittelt. Bei Bestimmung der transpirierenden Oberfläche wurden natürlich die mit dem Klebwachs bedeckten Stellen der Zweigoberfläche in Abzug gebracht. Die durchschnittliche Verdunstungsgröße betrug pro 1 Tag und 1 qdm in Gramm:

Aesculus Hippocastanum . .	0,154
Syringa vulgaris	0,189
Sambucus nigra	0,317
Pirus communis.	0,430
Freie Wasserfläche	6,920.

Die Verdunstungsgröße der Wasserfläche war bei diesem Versuche zufällig fast genau so groß, wie bei dem im Sommer durchgeführten Versuche (S. 102), der die Vergleichung der Transpiration von spaltöffnungsfreien Laubblattflächen mit der Verdunstung einer freien Wasserfläche zum Zweck hatte. Es konnten also die Transpirationsgrößen der Laubblätter mit jenen der Zweige direkt verglichen werden. Bei Aesculus Hippocastanum war die Transpiration des zweijährigen Zweiges (0,154 g) nahezu ebenso groß, wie die des Laubblattes (0,156 g): die Außenwände der Epidermis setzten die Transpiration in gleichem Maße herab wie die zweijährige Korkhaut. Bei den anderen Zweigen war aber die Transpiration bedeutend stärker und übertraf im allgemeinen um ein beträchtliches die Transpiration der spaltöffnungsfreien Laubblattflächen. Der freien Wasserfläche gegenüber ist die Verdunstung durch das Periderm der Zweige allerdings sehr herabgesetzt. Die Verdunstung der Wasserfläche war 45 mal größer als die des Aesculuszweiges, 36 mal größer als die des Syringazweiges, 25 mal größer als die des Sambucuszweiges und 16 mal größer als die des Piruszweiges.

Daß jüngere Korkhäute die Transpiration im allgemeinen weniger stark herabsetzen als kräftige Epidermen, hat wohl vor allem darin seinen Grund, daß die spaltöffnungslose Epidermis absolut lückenlos ist, während 2—3jährige Korkhäute infolge des Dickenwachstums der Zweige von feinen radialen Rissen durchsetzt werden, deren transpirationssteigernde Wirkung bei den Versuchen nicht auszuschließen ist. Damit stimmt überein, daß nach Wiesner und Pacher[33]) einjährige Zweige der Roßkastanie geringere Wassermengen verdunsten als 2—3jährige. Erst vom 4jährigen Zweig angefangen scheint die zunehmende Mächtigkeit der Korklagen den immer größer werdenden Transpirationswiderstand zu bedingen.

Jedenfalls ist aber das Korkgewebe auch in dünnen Lagen ein sehr ausgiebiger Schutz gegen zu große Transpiration. Daß die überwinternden Äste, Zweige und Knospen der Holzgewächse eines solchen Schutzes in der Tat bedürftig sind, ergibt sich daraus, daß die Transpiration selbst bei Temperaturen unter Null nicht sistiert wird. Von Wiesner und Pacher liegen in dieser Hinsicht Versuche vor, von welchen ich hier einige mitteile. So verlor z. B. ein im Transpirationsapparate befindlicher 2jähriger Roßkastanienzweig bei einer Temperatur von —3,5 bis —10,5° C in 24 Stunden 0,323 % seines Gewichtes an Wasser. Bei einer Temperatur von —5,5 bis —13° C gab derselbe Zweig 0,199 % Wasser ab. Ein 3jähriger Eichenzweig erlitt bei —3 bis —8,5° C in 24 Stunden einen Transpirationsverlust von 0,251 %, bei —5,5 bis —13° C einen solchen von 0,192 %. Die Transpiration der Zweige ist also selbst bei so niedrigen Temperaturen durchaus nicht unbedeutend, und es läßt sich hiernach erwarten, daß das gleiche auch für die überwinternden Knospen gilt, und zwar um so mehr, als sie bei milderen Temperaturen ziemlich ansehnliche Transpirationsverluste erleiden. So ermittelten Wiesner und Pacher für eine Roßkastanienknospe eine tägliche Wasserabgabe von 1,52—1,6 %. Wenn demnach die Zweige und Äste durch Korkgewebe gegen Austrocknung zu schützen sind, so wird das gleiche auch für die Knospen gelten, und in der Tat finden wir, daß die Knospendecken oder Tegmente sehr häufig unter ihrer äußeren Epidermis (die sich bei Aesculus ablöst) noch eine Korklage besitzen[34]).

Für Gase ist das Korkgewebe überaus schwer durchlässig. Nach sehr eingehenden, von Wiesner[35]) angestellten Versuchen erwiesen sich selbst ganz dünne Korkplättchen der Korkeiche und der Kartoffel auch bei beträchtlichen Druckdifferenzen für atmosphärische Luft so gut wie impermeabel. Die Versuchsmethode bestand im wesentlichen darin, daß die zu prüfende Korkplatte einer von den seitlichen Öffnungen einer gläsernen T-Röhre aufgekittet wurde; der andere Querarm war mit einem Kautschukschlauche verbunden, der zur Aufsaugung von Quecksilber diente und nachher mit einer Schraubenklemme abgesperrt wurde. Auf diese Weise konnten dünne Korkplättchen von Quercus Suber, deren Dicke nur 0,05—0,07 mm (d. i. 2—3 Zellagen) betrug, durch mehrere Wochen einem Minderdrucke von 20 cm Quecksilber ausgesetzt werden, ohne daß von außen Luft durchdrang. Bei geeigneter Versuchsanstellung ließ ein Korkplättchen aus drei Zellagen selbst bei dem Druckunterschied einer vollen Atmosphäre keine Luft durchtreten.

Die Dehnbarkeit und Elastizität des Korkgewebes ist nach Schwendeners[36]) Untersuchungen im allgemeinen eine geringe. Peridermlamellen von Castanea vesca, Fagus silvatica, Cytisus Laburnum dehnen sich um weniger als 2 % aus, bevor sie reißen. Ebenso verhalten sich die meisten dünnwandigen Häute des Birkenkorkes, die hauptsächlich aus Suberin bestehen, indes die dickwandigen Lamellen, in denen die Zellulose vorwiegt, sehr dehnbar sind. Ich selbst beobachtete das Zerreißen der tangential gedehnten Peridermlamellen eines armdicken Astes von Tilia grandifolia bei einer Verlängerung von ungefähr 4 %, wogegen das Periderm eines 2jährigen Zweiges eine Maximaldehnung von 7—8 % zuließ. Es scheint also das Periderm jüngerer Zweige etwas dehnsamer zu sein. — Eine Ausnahme bilden nach Schwendener die Peridermhäute von Prunus, welche Verlängerungen von 10—12 % vertragen. Eine scheinbare Ausnahme bildet ferner nach meinen Beobachtungen der Flaschenkork, von dem sich tangential herausgeschnittene Lamellen bis zu 25 % ausdehnen lassen; bei einer Verlängerung von 6—7 % sind sie noch vollkommen elastisch. Diese auffällig große Dehnsamkeit des Flaschenkorkes, die wahrscheinlich zu den älteren Angaben über die große Dehnbarkeit der Korke überhaupt Veranlassung gab, beruht aber nicht auf der physikalischen Beschaffenheit der Zellwandsubstanz, sondern auf dem histologischen Bau des Gewebes. Die in radialen Reihen angeordneten Korkzellen alternieren unregelmäßig mit ihren seitlichen Nachbarinnen, und so werden bei tangentialer Dehnung die Radialwände der Zellen zickzackförmig verbogen. Die hierdurch bewirkte Verlängerung fällt deshalb so beträchtlich aus, weil eben die radiale Streckung der Korkzellen eine bedeutende ist. Wenn man die Dehnung der Lamellen unter dem Mikroskope vornimmt, so kann man sich von der Richtigkeit des Gesagten leicht durch den Augenschein überzeugen. Damit stimmt auch die geringe Dehnsamkeit der radial herausgeschnittenen Lamellen überein, welche sich nur bis zu 4 % ausdehnen lassen; die tangentialen Wände werden wohl kaum dehnsamer sein.

Von nicht zu unterschätzender Bedeutung für die Funktion des Korkes ist sein geringes Wärmeleitungsvermögen, das hauptsächlich auf dem Luftgehalte seiner Zellumina beruht. Er erweist sich dadurch als ein den Bedürfnissen der überwinternden oberirdischen Pflanzenorgane besonders angepaßtes Hautgewebe. In jedem Zweig oder Aste sind nämlich außer den Dauergeweben

wei peripher gelegene Meristeme, das Phellogen und der cambiale Verdickungs-ing, gegen zu rasche Temperaturschwankungen ausgiebig zu schützen. Wenn s in manchen Fällen für die Erhaltung des Lebens auch gleichgültig ist, ob as Auftauen gefrorener Pflanzenteile rasch oder langsam vor sich geht, so ist och nicht zu bezweifeln, daß ein rasches Auftauen im allgemeinen schädlicher st, namentlich dann, wenn ein häufiger Wechsel von Gefrieren und Auftauen tattfindet. Es muß daher der Pflanze daran gelegen sein, diesen Wechsel urch Verlangsamung der Temperaturschwankungen möglichst unschädlich zu nachen. Wenn der Gärtner seine empfindlicheren Holzgewächse im Winter mit troh und Werg umwickelt, so ahmt er damit nur die Natur nach, welcher im Korkgewebe und in der Borke ein noch viel zweckentsprechenderes Material zu Gebote steht.

Schließlich soll nur mit wenigen Worten daran erinnert werden, daß sich ler Kork auch als vortreffliches Schutzmittel gegen die Angriffe der Schma-otzerpilze, sowie der höheren und niederen Tierwelt bewährt, und daß r in dieser Funktion sehr häufig durch verschiedene der Rinde eingelagerte Gerbstoffe, Bitterstoffe, Alkaloide usw. unterstützt wird.

Wegen der physikalischen Eigenschaften seiner Zellwandungen ist der Kork uch besonders geeignet, als Vernarbungsgewebe zu fungieren. Es werden demnach Wunden im Parenchym der Stengel, Wurzeln und Blätter gewöhnlich nittels sogenannten Wundkorkes abgeschlossen. Die der Wundfläche an-grenzenden unverletzten Zellen teilen sich in tangentialer Richtung, es entsteht in Phellogen und dieses bildet Korkgewebe. In solcher Weise vernarben z. B. die vielen infolge des herbstlichen Laubfalles auftretenden Wundflächen an den Zweigen. Auch abgestorbene oder erkrankte Pflanzenteile werden von den ge-sunden durch Korkbildung abgegrenzt.

B. Das Phellogen.

So wie das Dicken- und Flächenwachstum der Außenwandungen der Epi-dermis von den Protoplasten dieses Gewebes abhängt, ebenso beruht die Neu-bildung und fortwährende Ergänzung des Korkes auf der Tätigkeit des als Phellogen bezeichneten Bildungsgewebes. Es besteht aus plasmareichen, zartwandigen Meristemzellen von tafelförmiger Gestalt, die gewöhnlich nur eine einzige Schicht bilden (Fig. 39, 40 *ph*). Diese Initialzellen teilen sich in tangen-tialer Richtung, und von den beiden Tochterzellen wird die äußere zu einer Korkzelle, die innere bleibt Phellogenzelle. Es kann aber auch die äußere der beiden Tochterzellen zur neuen Phellogenzelle werden, während die innere zu einer parenchymatischen Phellodermzelle sich ausbildet. Die gewebebildende Tätigkeit des Phellogens beschränkt sich nämlich nicht nur darauf, Kork zu erzeugen; neben dieser Hauptfunktion vollzieht es — zwar häufig, aber nicht immer — auch Nebenfunktionen, indem es durch Bildung von Phelloderm (Fig. 39 *phd*, 40 *C*, *pd*) zur Vermehrung des Rindenparenchyms beiträgt, oder durch Bildung von Sklerenchym oder Kollenchym am Aufbau des mechanischen Systems beteiligt ist.

Der Entstehungsherd des Phellogens[37]) ist häufig in der Epidermis oder in den unmittelbar darunter befindlichen Parenchymschichten gelegen. Jede Mutter-

zelle teilt sich gewöhnlich durch zwei tangentiale Wände, so daß drei übereinander gelegene Tochterzellen entstehen, von denen die mittlere zur Phellogenzelle wird. Auf diese Weise kommen die Oberflächenperiderme zustande. Sie gehen bei sämtlichen Pomaceen und Salixarten, bei verschiedenen Viburnumspezies, Nerium Oleander, Staphylea pinnata usw. aus der Epidermis hervor (Fig. 41 *A*, *B*). In den meisten Fällen dagegen ist es die unter der Epidermis gelegene Parenchymschicht, welche die Mutterzellage des Phellogens bildet. Die Mehrzahl unserer Waldbäume und Sträucher gehört in diese Kategorie.

Bei vielen Holzgewächsen tritt die Phellogenbildung in größerer Entfernung von der Oberfläche auf, entweder in tieferen Rindenparenchymschichten oder wie z. B. bei den meisten Wurzeln der Dikotylen und Gymnospermen, noch tiefer im Innern der Organe, in einer Zellage, die bereits dem Gefäßbündelsystem angehört. Bei den Wurzeln ist es gewöhnlich das Pericambium (der »Pericykel«), welches zur Initialschicht des Phellogens wird. Es ist begreiflich, daß, wenn solch innen entstandenes Phellogen Kork bildet, die darüber befindlichen Gewebe von jeder Wasserzufuhr abgeschnitten werden und vertrocknen müssen, falls ihnen nicht eigene Leitungsbahnen zur Verfügung stehen (Salicornia). Dieses vertrocknete Rindengewebe bildet dann gemeinschaftlich mit den Korklagen die sogenannte Borke.

Das Phellogen kann früher oder später seine Tätigkeit einstellen und selbst zu Kork werden. Dies ist z. B. bei Organen der Fall, deren Dickenwachstum sistiert wird, z. B. bei Äpfeln und Knospendecken. In anderen Fällen hört das primäre Phellogen zu funktionieren auf, wird aber durch ein weiter innen neu entstehendes Korkbildungsgewebe ersetzt; dieser Prozeß kann sich öfters wiederholen, es werden immer wieder neue, tiefer liegende Periderme gebildet, die entsprechende Gewebestücke aus der Rinde gleichsam herausschneiden und der Austrocknung preisgeben.

IV. Die Borke.

Wenn wir die Borke als dritte Ausbildungsstufe des Hautsystems bezeichnen, so geschieht das nicht im Hinblick auf ihre physiologischen Leistungen, die sich von jenen des Korkes in nichts Wesentlichem unterscheiden, sondern lediglich ihres anatomischen Baues wegen. In der Borke sind nämlich außer den Korklamellen auch noch verschiedene andere Gewebearten vertreten, die früher anderen Gewebesystemen angehörten. Ein ausgetrocknetes, abgestorbenes Gewebe kann eben bei peripherer Lagerung nur mehr in einer Hinsicht der Pflanze von Nutzen sein, d. i. als schützendes Hautgewebe. Wie sehr z. B. eine vertrocknete Gewebeschicht, mag sie früher dem saftigsten Parenchym angehört haben, die Transpiration herabsetzt, beobachten wir an jedem angeschnittenen Apfel, dessen Transpirationsverluste täglich auffallend abnehmen. Andererseits sind vertrocknete Gewebemassen auch gegen mechanische Beschädigungen ein ziemlich wirksames Schutzmittel.

Bei jenen Holzgewächsen, welche zuerst ein Oberflächenperiderm bilden, schließen sich die aufeinander folgenden inneren Periderme mit ihren Rändern an die jeweilig äußeren derart an, daß sie schuppenförmige Rindenstücke heraus-

chneiden. So kommt die Schuppenborke zustande. Wenn aber schon das rste Periderm tief in der Rinde entsteht, so zeigen auch die späteren Peridermchichten die gleiche Lagerung und schneiden so jedesmal eine ringförmige Rinenschicht ab; so kommt es zur Bildung von Ringelborke.

Der anatomische Bau der Borke hängt, abgesehen von der Beschaffenheit einer Peridermschichten, natürlich auch von der Verschiedenartigkeit der verrockneten Gewebe ab, die das Periderm herausgeschnitten hat. Diese Gewebe estehen zuweilen nur aus Rindenparenchym, sehr häufig aber auch aus Kollenhym- und Bastgewebe, Kristallschläuchen und Harzgängen.

Eine besondere Erwähnung beanspruchen noch jene anatomischen Einrichungen, welche die Festigung der Borke zum Zweck haben. Zunächst ist es elbstverständlich, daß etwaige mechanische Stränge, die früher die Festigkeit les ganzen Organs herstellten, nunmehr den festen Zusammenhang der verschiedenen Gewebemassen der Borke erhöhen werden. Das gleiche Ziel, verbunden nit einer allgemeinen Steigerung der Festigkeit und Härte des Gewebes, wird lurch Bildung zahlreicher isolierter oder Gruppen bildender Sklerenchymzellen ngestrebt, die aus der nachträglichen Verdickung von dünnwandigen Parenchymzellen hervorgehen. Diese letzteren behalten dabei entweder ihre ursprüngliche Form, oder sie zeigen ansehnliche Veränderungen hinsichtlich Gestalt und Größe. Zuweilen kommt es zur Bildung vielarmigen Steinsklerenchyms, das besonders geeignet ist, eine feste Textur des ganzen Gewebes herzustellen.

Die Borke ist einer stetigen Abschilferung ausgesetzt, ihre obersten Schuppen trennen sich los und werden abgeworfen. Daß es sich hierbei nicht etwa um Ablösungsvorgänge handelt, die sich als mechanische Folge des Dickenwachstums von selbst einstellen, ergibt sich daraus, daß seitens der Pflanze eigene Trennungsgewebe gebildet werden, die eine leichtere Abspaltung der Borkenstücke bezwecken. Es liegen hier analog wirkende Einrichtungen vor, wie an den Blattinsertionen zur Zeit des herbstlichen Laubfalles. Diese Trennungsgewebe gleichen hinsichtlich der Gestalt ihrer Zellen dem Korkgewebe, zwischen dem sie in Form von Lamellen auftreten; sie unterscheiden sich aber vom Kork durch die mangelnde Verkorkung ihrer Zellwandungen. Von Höhnel, der diese Trennungsgewebe in anatomischer und teilweise auch in physiologischer Hinsicht studiert hat, werden sie deshalb als Trennungsphelloide bezeichnet. Er unterscheidet dabei aktive und passive Trennungsphelloide. Wenn nämlich die Korkzellen dickwandig und fest, die dazwischen liegenden Phelloidschichten dagegen dünnwandig und außerdem zum Zerreißen in bestimmter Richtung geeignet sind, so bewirken nach Höhnel die hygroskopischen Krümmungen von Kork und totem Rindengewebe die Zerreißung im Phelloid selbst oder an seiner Grenze. In diesem Falle hätte man es mit einem passiven Trennungsphelloid zu tun. Wenn dagegen die Korkzellen dünnwandig, die Phelloidschichten dagegen dickwandig und verholzt sind, so veranlaßt das Phelloid mit dem Borkengewebe, oder jenes vorwiegend allein, die Zerreißung in den Korklamellen. Dies wäre dann ein aktives Trennungsphelloid. Eingehendere und die Mechanik des Ablösungsvorganges genauer berücksichtigende Untersuchungen hierüber sind allerdings noch nicht angestellt worden.

Passive Trennungsphelloide wurden von Höhnel bei Boswellia papyrifera, Philadelphus coronarius, Fuchsia sp., Callistemon sp., Myrtus communis u. a.

gefunden. Bei Boswellia papyrifera sind die Korkzellen dickwandig, stark zusammengepreßt und treten in 10—15 Schichten hintereinander auf. Die Phelloidzellen bilden dagegen nur eine einzige Lage und besitzen dünne Außen- und Seitenwandungen. Besonders ausgezeichnet sind aber ihre Innenwände; sie sind sehr dick, dabei in hohem Grade verholzt und verkieselt und besitzen nach innen vorspringende Leisten, die meist der Längsrichtung des Stammes folgen. Die Seitenwandungen zerreißen sehr leicht, und so werden bei der Ablösung der Korkschichten die Innenwände der Phelloidzellen bloßgelegt, die wegen ihrer Ähnlichkeit mit verdickten Epidermisaußenwandungen besonders geeignet sind, die darunter liegenden großen Korkblätter nach außen abzugrenzen.

Aktive Trennungsphelloide fand Höhnel bei Picea excelsa, Araucaria excelsa, Pinus silvestris, Taxus baccata, Larix europaea. Sie bestehen fast immer aus mehrschichtigen, sehr dickwandigen Zellen, mit denen die ganz dünnwandigen Korkzellagen abwechseln.

Das Alter, in welchem bei unseren Holzgewächsen die Borkenbildung beginnt, ist verschieden. Am Stamme von Pinus silvestris und nigricans entsteht die Schuppenborke nach Mohl im 8.—10. Jahre; bei unseren einheimischen Eichen nach Hartig im 25.—36., den Erlen im 15.—20., den Linden im 10.—12., den Weiden im 8.—10. Lebensjahre oder noch früher. Sehr spät, nach etwa 50 Jahren und darüber, erfolgt die Borkenbildung bei Abies pectinata, Carpinus, den Korkeichen u. a. Die Stämme der Buche (Fagus silvatica) besitzen zeitlebens nur Oberflächenperiderm. In diesen Fällen verspäteter oder ganz ausbleibender Borkenbildung wird die Festigkeit der Rinde durch reichliche Bildung von Sklerenchym erhöht (Steinborke im Sinne Hartigs).

V. Das Hautsystem der Thallophyten.

Bei den Algen als submers lebenden Pflanzen kann selbstverständlich die oberflächlich gelegene Zellschicht nur jene Eigenschaften der typischen Epidermis in sich vereinigen, die sich auf ihre mechanische Funktion beziehen oder mit ihrer Bedeutung als lichtdämpfender Schirm zusammenhängen. Was die Festigungseinrichtungen betrifft, so werden sie durch dickere Außenwände und zahlreiche Seitenwandungen, welche die Strebefestigkeit der ganzen Zellschicht erhöhen, in genügender Weise repräsentiert. Zur Ausbildung einer typischen Epidermis kommt es trotzdem so gut wie niemals, weil eben bei den untergetaucht lebenden Pflanzen das für die Ausbildung der Epidermis maßgebendste Moment, der Schutz gegen Austrocknung, wegfällt und kein Grund vorhanden ist, der das Assimilationssystem abhalten könnte, von der äußersten Zellschicht vollständig Besitz zu ergreifen.

Bei verschiedenen Meeresalgen, hauptsächlich Rhodophyceen (Chylocladiaarten), treten an den Außenwänden der oberflächlich gelegenen Thalluszellen eigentümliche irisierende Platten auf, die bei schwächerer Beleuchtung auf die Seitenwände hinübertreten. Berthold[38]) faßt sie deshalb als Schirmvorrichtungen auf, die eine Dämpfung des in die Pflanze eindringenden Lichtes bezwecken. Ob diese Auffassung richtig ist, muß dahingestellt bleiben.

Auch die Haarbildungen der Meeresalgen sind nach Berthold Schutzmittel gegen zu hohe Lichtintensitäten. Verschiedene Tatsachen sprechen zugunsten dieser Ansicht; so fehlen die Haare bei einer großen Zahl von rasenbildenden Formen (Polysiphoniaarten) denjenigen Trieben vollständig, welche im Innern der Rasen verborgen sind. Im Schatten von Felswänden, zur Winterszeit und bei schwacher Trübung des Wassers sind zahlreiche Formen unbehaart, wogegen dieselben Arten bei kräftiger Insolation mit einer dichten Haarbekleidung versehen sind. — Übrigens dürften die Haare des Algenthallus in manchen Fällen einem anderen Zwecke dienen, nämlich der Absorption von Nährstoffen.

Bei den Pilzen hängt der mehr oder minder vollkommene Bau des Hautgewebes von der Funktion und Lebensdauer des betreffenden Organs ab. Die kurzlebigen, fleischig-saftigen Fruchtträger vieler Basidiomyceten sind hinsichtlich der Ausbildung ihres Hautgewebes mit den rasch vergänglichen Blütenteilen der Phanerogamen zu vergleichen. An die Leistungsfähigkeit des erwähnten Gewebes werden keine großen Ansprüche gestellt, und so genügt ein dichterer Verlauf der peripheren Hyphen, deren Wandungen oft gefärbt, zuweilen mehr

Fig. 41. Längsschnitt durch die Oberfläche des Hutes von Polyporus lucidus. V. 190. Nach de Bary.

Fig. 42. Stück eines Querschnittes durch ein Sclerotium von Sclerotinia fuckeliana. *r* Hautgewebe. V. 390. Nach de Bary.

oder minder verschleimt sind. Dagegen besitzen die langlebigen »holzigen« Fruchtkörper verschiedener Polyporusarten (P. lucidus, fomentarius) ein derberes Hautgewebe, indem sich die dickwandigen Hyphenenden palisadenartig, d. i. senkrecht zur Oberfläche, anordnen (Fig. 41 *c*). Bei vielen Fruchtkörpern ist das Hautgewebe mit Haaren versehen, die sehr verschieden gestaltet sind und sicherlich auch verschiedenen Aufgaben dienen. — Auch die sog. Sclerotien der Pilze weisen gewöhnlich eine sehr derbe, dickwandige Epidermis auf, welche aus ein bis mehreren Zellagen besteht und von den oberflächlich gelegenen Gliedern der das Speichergewebe (»Mark«) zusammensetzenden Hyphen gebildet wird. Bei Sclerotinia fuckeliana z. B. besteht die Epidermis (»Rinde«) des Sclerotiums nach de Bary[39]) aus 1—2 Lagen von isodiametrischen Zellen, die eine derbe, schwarzbraune Membran besitzen und fest untereinander verwachsen sind (Fig. 42 *r*). Bei Sclerotinia Sclerotiorum wird die Oberhaut durch tangentiale Zellteilungen mehrschichtig (Fig. 43). Bei verschiedenen Typhulaarten (Th. phacorrhiza, gyrans, Euphorbiae, graminum u. a.) haben die Epidermiszellen der Sclerotien eine tafelförmige oder kurz prismatische Gestalt. Die glatten oder mit Wärzchen versehenen Außenwände sind stark verdickt, wogegen die Innen-

und Seitenwände unverdickt bleiben. Häufig sind letztere wellenförmig verbogen. Schon de Bary hat darauf hingewiesen, wie sehr solche Oberhäute der derben, spaltöffnungsfreien Epidermis vieler Gefäßpflanzen gleichen.

Das Hautgewebe des Flechtenthallus, welcher auf seinen Standorten häufig den grellsten Schwankungen der Witterung ausgesetzt ist, zeichnet sich dementsprechend durch einen meist sehr vollkommenen Bau und große Leistungsfähigkeit aus. Bei der bekannten Bartflechte (Usnea barbata) und anderen Strauchflechten besteht es aus dichtverfilzten Hyphen, deren Wandungen fast bis zum Verschwinden des Lumens verdickt sind und eine Schicht von ziemlicher Mächtigkeit bilden. Bei verschiedenen Laubflechten (Parmelia, Physcia, Sticta, Peltigera u. a.) wird es von isodiametrischen, lückenlos miteinander verbundenen Zellen zusammengesetzt, die in mehreren Lagen auftreten und mehr oder minder verdickte Wände besitzen. Die größte Ähnlichkeit mit der typischen Epidermis der höher entwickelten Pflanzen wird aber bei gewissen Gallertflechten (Leptogium, Obryzum, Mallotium) erreicht; das Hautgewebe besteht hier aus einer meist einfachen Schicht von polyedrisch-tafelförmigen Zellen, die lückenlos miteinander verbunden sind und häufig dickere Außenwände besitzen. Bei Mallotium Hildebrandii, dessen Oberhaut ich etwas eingehender untersucht habe, besteht diese auf der Thallusoberseite aus einer einzigen Lage von isodiametrischen Zellen, deren farblose Seiten- und Innenwände zart sind, während die Außenwände sehr stark verdickt erscheinen (Fig. 44). Letztere differenzieren sich in zwei scharf getrennte Schichten. Die Außenschicht ist farblos, von homogener Beschaffenheit und bedeutender Dicke. Nach außen grenzt sie sich durch eine etwas dichtere Hautlamelle ab, die aber keineswegs eine Cuticula vorstellt. Die Innenschicht ist dünn, von rotbrauner Farbe und setzt sich, wie die Zelluloseschicht einer gewöhnlichen Phanerogamenepidermis, direkt in die Seitenwandungen fort. Von konzentrierter Schwefelsäure wird die dicke Außenschicht (gleich den Wänden der »Markhyphen«) vollständig gelöst, während die dünne gebräunte Innenschicht samt den Seiten- und Innenwänden ungelöst bleibt und nicht einmal aufquillt. Während also bei der gewöhnlichen Epidermis der höheren Pflanzen

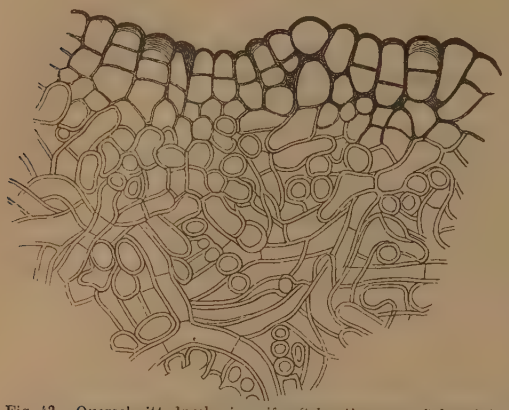


Fig. 43. Querschnitt durch ein reifes Sclerotium von Sclerotinia Sclerotiorum mit mehrschichtigem Hautgewebe. V. 375. Nach de Bary.

Fig. 44. Epidermis der Thallusoberseite von Mallotium Hildebrandii.

die äußeren Schichten der Außenwände chemisch verändert bzw. cutinisiert sind, verhält sich die Sache bei unserer Flechte gerade umgekehrt. Inwieweit man hier von Cutinisierung der innersten Zellwandschicht sprechen darf, bleibt dahingestellt. Für Wasser sind die verdickten Außenwände jedenfalls leicht permeabel; setzt man dem bis zur Sprödigkeit eingetrockneten Thallus ein Wassertröpfchen auf, so wird er an der betreffenden Stelle alsbald weich und geschmeidig; Öffnungen in der Oberhaut, durch die das Wasser eindringen könnte, sind nicht vorhanden. Die Epidermis der Thallusunterseite, die mit zahlreichen Haaren bedeckt ist, besitzt nur schwach oder gar nicht verdickte Außenwände, welche in konzentrierter Schwefelsäure unlöslich sind, während die Seiten- und Innenwände gelöst werden.

VI. Die Entwickelungsgeschichte des Hautsystems.

Wenn wir die Beziehungen der verschiedenen Hautgewebe zu den drei Bildungsgeweben der Vegetationsspitze, dem Protoderm, dem Procambium und dem Grundmeristem, ins Auge fassen, so kann hier nur die Epidermis in Betracht kommen, da das Korkgewebe, wie wir gesehen haben, aus einem Folgemeristem, dem Phellogen, hervorgeht.

Die Epidermis entsteht an oberirdischen Pflanzenteilen fast immer aus dem Protoderm, welches von Hanstein eben deshalb als »Dermatogen« bezeichnet wurde. Doch gibt es Fälle, in denen eine anatomisch und physiologisch wohldifferenzierte Epidermis entwickelungsgeschichtlich dem Grundmeristem angehört. Dies gilt z. B. in ganz ausgezeichneter Weise für jene Epidermiszellen, welche die an manchen ausgewachsenen Aroideenblättern vorkommenden Löcher und Einbuchtungen begrenzen. Wie Fr. Schwarz gezeigt hat, entstehen diese Löcher bei Monstera deliciosa in der Weise, daß an den jungen, etwa 8 mm langen Blättern das noch undifferenzierte, meristematische Blattgewebe an zirkumskripten, nicht näher bestimmten Stellen zwischen den Sekundärnerven abstirbt und eine braune Färbung annimmt. Die ringsum an die austrocknenden Schuppen grenzenden Zellen werden tangential zum Schuppenrande wiederholt geteilt, so daß das Gewebe ein peridermartiges Aussehen erhält. Die äußersten Zellen des Lochrandes entwickeln sich dann zur »sekundären Epidermis«, die also in Form eines schmalen Streifens zwischen die primäre Epidermis der Blattober- und Blattunterseite eingeschaltet wird. Von Schwarz wird über den anatomischen Bau dieser sekundären, aus dem Grundmeristem des Blattes hervorgegangenen Epidermis nichts Näheres mitgeteilt. Ich habe deshalb die Epidermiszellen der Buchtenränder mit jenen des primären äußeren Blattrandes genauer verglichen und dabei das Hauptaugenmerk auf den feineren Bau der Außenwände gelegt. Die Übereinstimmung zwischen primären und sekundären Epidermiszellen ist eine vollständige. Die Außenwände der letzteren sind gleichfalls mit einer zarten Cuticula bekleidet; die darunter befindliche Cuticularschicht ist deutlich geschichtet und besitzt ein in die Seitenwände keilförmig einspringendes Leistennetz, und zuinnerst folgt

Fig. 45. Epidermiszelle am Rand eines Loches im Blatte von Monstera deliciosa.

dann noch eine dünne Zelluloseschicht, so daß der Bau der Außenwände als vollkommen typisch zu bezeichnen ist (Fig. 45). Dabei sind auch die Dickenverhältnisse ihrer einzelnen Schichten in der primären und sekundären Randepidermis genau dieselben. Die ganze Außenwand ist ungefähr 6 μ dick und etwas stärker als die Außenwandung einer Epidermiszelle der Blattspreite.

Auch nach frühzeitigen mechanischen Verletzungen junger Blätter kann es vorkommen, daß die Wundränder durch eine aus dem Grundmeristem hervorgehende sekundäre Epidermis abgeschlossen werden. Eine solche Regeneration der Oberhaut ist von Pfitzer, Massart, Vöchting, Buder, Kassner, Küster u. a. beobachtet worden, wobei in manchen Fällen sogar die Bildung von Haaren und Spaltöffnungen seitens der regenerierten Epidermis festgestellt werden konnte[40]).

Anmerkungen.

1) Eine sehr ausführliche Zusammenstellung der älteren Literatur über die Epidermis findet man in de Barys Vergl. Anatomie. Hier seien, abgesehen von den später zu zitierenden Arbeiten, nur folgende Abhandlungen namhaft gemacht: H. Mohl, Über die Cuticula der Gewächse, Vermischte Schriften, S. 260 ff.; F. Cohn, De cuticula, Vratislaviae 1850; E. Pfitzer, Beiträge zur Kenntniss der Hautgewebe der Pflanzen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. VII, S. 532 ff., und Bd. VIII, S. 16 ff.; M. Westermaier, Über Bau und Funktion des pflanzlichen Hautgewebesystems, ebenda, Bd. XIV, S. 43 ff.; G. H. Hiller, Untersuchungen über die Epidermis der Blüthenblätter, ebenda, Bd. XV; H. Solereder, Systematische Anatomie der Dicotyledonen, Stuttgart 1899, S. 904 ff.

2) Vgl. W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. I, S. 99 ff.

3) Fr. Unger, Untersuchungen über die Transpiration der Gewächse, Sitzungsberichte der Wiener Akademie d. Wissensch., Bd. XLIV, 1861, S. 205 ff.

4) Über Bau und Funktion der Wachsüberzüge vgl.: de Bary, Über die Wachsüberzüge der Epidermis, Bot. Ztg. 1871, S. 128 ff.; J. Wiesner, ebenda, 1871, S. 771 ff., und 1876, S. 225 ff.; Friedr. Haberlandt, Wissensch.-praktische Untersuchungen auf dem Gebiete des Pflanzenbaues, Wien, C. Gerold's Sohn, 1877, Bd. II, S. 156; A. Tschirch, Über einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort, Linnaea, Neue Folge, Bd. IX, Heft 3 und 4 (1881), S. 147 ff.; Tittmann, Beobachtungen über Bildung und Regeneration des Periderms, der Epidermis, des Wachsüberzuges und der Cuticula, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXX; F. Knoll, Über die Ursache des Ausgleitens der Insektenbeine an wachsbedeckten Pflanzenbeinen, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. LIV, 1914.

5) O. Damm, Über den Bau, die Entwickelungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften mehrjähriger Epidermen bei den Dicotyledonen, Beihefte zum bot. Centralbl. Bd. XI, 1902. Emma Ott, Beiträge zur Kenntniss der Härte vegetabilischer Zellmembranen, Österr. bot. Zeitschrift, 1900.

6) E. Stahl, Pflanzen und Schnecken. Eine biologische Studie über die Schutzmittel der Pflanzen gegen Schneckenfrass, Jenaische Zeitschrift f. Naturw., Bd. XII, 1888. F. G. Kohl, Anatomisch-physiologische Untersuchung der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze, Marburg 1889.

7) H. Graf zu Solms-Laubach, Über einige geformte Vorkommnisse oxalsauren Kalkes in lebenden Zellmembranen, Bot. Ztg. 1871. A. Heimerl, Über Einlagerung von Calcium-Oxalat in die Zellwand bei Nyctagineen, Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissensch., Bd. XCIII, I. Abth., 1886.

8) Vgl. G. Haberlandt, Eine botanische Tropenreise, Leipzig 1893, S. 105 ff. J. Wiesner, Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls der lebenden Pflanze, Festschrift der zool.-bot. Gesellschaft in Wien, 1876.

9) E. Stahl, Regenfall und Blattgestalt. Ein Beitrag zur Pflanzenbiologie, Annales du Jardin Bot. de Buitenzorg, vol. XI, 1893, S. 114.

10) O. Damm kommt in seiner sub 5) zitierten Abhandlung zu teilweise anderen Ergebnissen. Er findet (S. 243) gegen das Ende des ersten Jahres in der Außenwand über den radialen Wänden enge Falten und nur ausnahmsweise radiale Risse. Eine sorgfältige Nachuntersuchung bestätigte aber meine früheren Angaben; eine Faltenbildung läßt sich an der von mir untersuchten Pflanze bestimmt nicht beobachten. Offenbar haben ich und Damm verchiedene Acerarten untersucht. Damm nennt seine Art Acer pennsylvanicum (striatum). Die von mir untersuchte Pflanze des Grazer bot. Gartens führt die Etikette: Acer striatum Lam. Heim. Nordamerika. Daß letztere Pflanze richtig bestimmt ist, unterliegt keinem Zweifel. Vielleicht liegt bei Damm eine Verwechselung mit Acer striatum Hort. (A. palmatum Thunb.) vor. Vgl. F. Pax, Aceraceae in Englers »Pflanzenreich«.

11) G. Burns, Beiträge zur Kenntniss der Stylidiaceen, Flora 1900.

12) Fr. v. Höhnel, Über eine eigenthümliche Verbindung des Hypoderma mit der Epidermis, Wissenschaftlich-praktische Untersuchungen auf dem Gebiete des Pflanzenbaues, herausgeg. von Fr. Haberlandt, Bd. I, 1875, S. 149. Ferner: Vergleichende Untersuchung der Epidermis der Gramineenspelzen und deren Beziehung zum Hypoderma, ebenda, S. 162.

13) K. Radlkofer, Monographie der Gattung Serjania, 1875, S. 100.

14) A. Stöhr, Über das Vorkommen von Chlorophyll in der Epidermis der Phanerogamen-Laubblätter, Sitzungsberichte der k. Akademie d. Wissenschaften in Wien, Bd. LXXIX, I. Abth., Jahrg. 1879.

15) M. Westermaier, Über Bau und Funktion des pflanzlichen Hautgewebesystems, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XIV, 1. Heft, 1883, S. 43 ff.

16) G. Volkens, Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste, Berlin 1887, S. 52 ff.

17) Die Leistungsfähigkeit der gewöhnlichen Epidermis als Wassergewebe. Zu den Berechnungen und Versuchen wurden Blätter von Aesculus Hippocastanum, Corylus Avellana und Pirus communis verwendet, für welche ich schon bei früherer Gelegenheit (Sitzungsber. der Akademie der Wissensch. in Wien, Bd. CI, I. Abth., 1892) die täglichen Transpirationsgrößen bestimmt hatte. Die Höhe der beiderseitigen Epidermen beträgt zusammen bei Aesculus 0,025 mm, bei Corylus 0,02 mm, bei Pirus 0,0325 mm. Danach beträgt das Volum der beiderseitigen Epidermis für 1 qdm:

bei Aesculus . .	0,25 ccm
» Corylus . .	0,20 »
» Pirus . . .	0,325 »

Bei der Annahme, daß die Epidermis bei Fortdauer der gewöhnlichen Transpiration und sistierter Wasserzufuhr durch Wasserabgabe auf die Hälfte ihres Volums reduziert wird, stehen dem Mesophyll für 1 qdm nachstehende Wassermengen zur Verfügung:

bei Aesculus . .	0,125 g
» Corylus . . .	0,1 »
» Pirus . . .	0,162 »

Bei den im August im Freien angestellten Transpirationsversuchen betrug die Transpirationsgröße für 1 qdm:

	für den Tag	für die Stunde
für Aesculus . . .	1,37 g	0,057 g
» Corylus . . .	3,33 »	0,138 »
» Pirus	5,97 »	0,248 »

Die Epidermis könnte demnach bei Aesculus 2 Stunden 13 Minuten, bei Corylus 43 Minuten, bei Pirus 39 Minuten lang den Transpirationsverlust decken.

Dieser Berechnung wurden normale Transpirationsgrößen zugrunde gelegt, wie sie an in Wasser stehenden Zweigen mit offenen Spaltöffnungen zu beobachten sind. Da aber bei eintretendem Welken die Spaltöffnungen der genannten Pflanzen geschlossen werden, so ent-

spricht es mehr den natürlichen Verhältnissen, der Berechnung nicht die stomatären, sondern die viel geringeren cuticularen Transpirationszahlen zugrunde zu legen. Diese letzteren wurden nun für die erwähnten Pflanzen in der Weise ermittelt, daß man etwas angewelkte Blätter nach Verklebung der Schnittflächen ihrer Blattstiele 24 Stunden lang bei einer Temperatur von 18—19° C und einer relativen Luftfeuchtigkeit von 70—75% transpirieren ließ. Nach 24 Stunden waren die Blätter nicht viel welker als zu Beginn des Versuches; nur bei Corylus begannen die Blattzähne zu vertrocknen. Die Transpirationsgröße betrug für 1 qdm:

	für den Tag	für die Stunde
für Aesculus . . .	0,180 g	0,0075 g
» Corylus . . .	0,407 »	0,017 »
» Pirus	0,562 »	0,023 »

Die cuticulare Transpirationsgröße verhält sich daher zur Gesamttranspirationsgröße (cuticulare und stomatäre Transpiration) bei Aesculus wie 1 : 7,6, bei Corylus wie 1 : 8,1, bei Pirus wie 1 : 10,6.

Nehmen wir wieder an, daß die Epidermis durch Transpirationsverlust auf die Hälfte ihres Volums zusammensinkt, so decken die dadurch verfügbaren Wassermengen den cuticularen Transpirationsverlust bei Aesculus 16 Stunden 36 Minuten, bei Corylus 5 Stunden 52 Minuten, bei Pirus 7 Stunden 2 Minuten lang. Wenn auch selbstverständlich diese Zeitangaben nichts weniger als genau sein können, so geben sie doch eine ungefähre Vorstellung von der Leistungsfähigkeit der gewöhnlichen Epidermis als Wassergewebe.

18) H. v. Mohl, Untersuchungen über die winterliche Färbung der Blätter (1837), Vermischte Schriften, S. 375 ff. G. Haberlandt, Untersuchungen über die Winterfärbung ausdauernder Blätter, Sitzungsberichte der Akad. der Wissensch. in Wien, Bd. LXXII, I. Abth., 1876. A. Kerner von Marilaun, Pflanzenleben, Bd. I, S. 486 u. 504. L. Kny, Zur physiologischen Bedeutung des Anthokyans, Atti del Congresso botanico internazionale 1892. E. Stahl, Über bunte Laubblätter, Annales du Jardin bot. Buitenzorg, vol. XIII, 1896.

19) Vgl. E. Warming, Bot. Centralblatt, Bd. XVI, 1883, S. 350. Focke, Schutzmittel der Pflanzen gegen niedere Pilze, Kosmos, X. E. Stahl, Pflanzen und Schnecken, S. 32 ff.

20) M. Raciborski, Die Schutzvorrichtungen der Blütenknospen, Flora, 1895, Ergänzungsband.

21) G. Haberlandt, Die physiologischen Leistungen der Pflanzengewebe, Schenk's Handbuch der Botanik, Bd. II, S. 579.

22) E. Stahl, Über bunte Laubblätter, Annales du Jardin bot. de Buitenzorg, Vol. XIII.

23) H. Ambronn, Über Poren in den Außenwänden von Epidermiszellen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XIV.

24) O. Damm, Über den Bau, die Entwickelungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften mehrjähriger Epidermen bei den Dicotyledonen, Beihefte zum bot. Centralblatt, Bd. XI, 1902.

25) E. Meyen, Die Secretionsorgane der Pflanzen, Berlin 1837. A. Weiss, Die Pflanzenhaare, in Karsten's botan. Untersuchungen, Berlin 1867. F. Rauter, Zur Entwickelungsgeschichte einiger Trichomgebilde, Denkschriften der Wiener Akademie der Wissensch., Bd. XXXI, 1871. O. Uhlworm, Beiträge zur Entw. der Trichome, Bot. Ztg., 1873. H. Solereder, Systematische Anatomie, 1899. O. Bobisut, Zur Anatomie einiger Palmenblätter, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Math.-naturw. Klasse, Bd. CXIII, 1904. O. Renner, Zur Morphologie und Ökologie der pflanzlichen Behaarung, Flora, 1908.

26) Vgl. L. Linsbauer, Untersuchungen über die Durchleuchtung von Laubblättern, Beihefte zum bot. Centralblatt, Bd. X, 1901. K. Baumert, Experimentelle Untersuchungen über Lichtschutzeinrichtungen an grünen Blättern, Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. IX, 1907. Da die in diesen beiden Arbeiten zur Anwendung gelangten Versuchsmethoden durchaus nicht einwandfrei sind, so ist es begreiflich, daß ihre Autoren in bezug auf die Schirmwirkung der Deckhaare zu ganz verschiedenen Ergebnissen gelangt sind.

27) Bei dem oben mitgeteilten Versuch über die Transpiration eines behaarten und eines geschorenen Laubblattes von Stachys lanata ist an eine Fehlerquelle zu denken, welche darauf beruht, daß bei Entfernung des Haarkleides eine Anzahl von nicht cutinisierten Querwänden der mehrzelligen, lufterfüllten Haare bloßgelegt wird. Da die Haare unverzweigt

sind, so läßt sich durch folgende Berechnung nachweisen, daß die genannte Fehlerquelle zu unbedeutend ist, um in Betracht gezogen zu werden. Die Oberseite des Laubblattes von Stachys lanata besitzt 120 Haare auf 1 qmm. Das geschorene Blatt besaß einen Flächeninhalt von 12,92 qcm, die Blattoberseite trug also 155 040 Haare. Der Flächeninhalt einer Querwand beträgt, bei einem Durchmesser von 0,011 mm, 0,000 095 qmm; der Flächeninhalt sämtlicher Haarquerwände, die bloßgelegt wurden, betrug demnach

$$0{,}000\,095 \times 155\,040 = 14{,}73 \text{ qmm.}$$

Setzt man ihre Transpirationsgröße selbst der einer freien Wasserfläche (rund 7 g für den Tag und 1 qdm) gleich, so beträgt ihre Transpiration in 24 Stunden nur 0,01 g. Das ist aber gegenüber dem Transpirationsverluste von 0,915 g, den das geschorene Blatt in 24 Stunden erfuhr, eine zu vernachlässigende Größe. Selbstverständlich ist der Fehler tatsächlich noch viel geringer.

28) K. Goebel, Die Vegetation der venezolanischen Paramos, Pflanzenbiologische Schilderungen, II. Theil, 1891.

29) Über Brennhaare vgl.: Schleiden, Grundzüge der wiss. Bot., 2. Aufl., I. Th., S. 269. v. Mohl, Bot. Ztg., 1861, S. 219. Duval-Jouve, Étude sur les stimulus d'ortie, Bulletin de la soc. bot. de France, t. XIV, 1867. G. Haberlandt, Zur Anatomie und Physiologie der pflanzlichen Brennhaare, Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissensch., Bd. XCIII, I. Abth., 1886. K. Rouppert, Beitrag zur Kenntnis der pflanzlichen Brennhaare, Bulletin de l'Academie d. sc. de Cracovie, 1915. Nach Rouppert sollen die Brennhaare bei der Urticaceen-Gattung Girardinia auch als wasserausscheidende Organe, als Hydathoden dienen und die dem Köpfchen aufsitzende Pektinkappe mit dieser Funktion im Zusammenhange stehen. Auch bei anderen Urticaceen (z. B. Urtica urens, dioica) sowie bei Loasaceen will Rouppert Guttation seitens der Brennhaare beobachtet haben. Doch wird noch zu prüfen sein, ob hier nicht Verwechselung mit Taubildung vorliegt.

30) Rob. Keller, Über Erscheinungen des normalen Haarverlustes an Vegetationsorganen der Gefäßpflanzen. Nova acta der k. Leop. Carol. d. Akad. d. Naturf., Bd. LV, 1890.

31) H. v. Mohl, Untersuchungen über die Entwickelung des Korkes und der Borke auf der Rinde der baumartigen Dikotylen, Vermischte Schriften, S. 212 ff. C. Sanio, Vergl. Untersuchung über den Bau und die Entwickelung des Korkes, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. II, S. 39 ff. G. Haberlandt, Über die Nachweisung der Zellulose im Korkgewebe, Österr. bot. Zeitschrift, 1875. Fr. v. Höhnel, Über Kork und verkorkte Gewebe überhaupt, Sitzungsberichte der Wiener Akademie d. Wissensch., Bd. LXXVI, 1877. de Bary, Vergl. Anatomie, S. 114—121 und 560—575. J. Möller, Anatomie der Baumrinden, Berlin 1882. E. Kügler, Über das Suberin, Strassburger Inaug.-Dissert. 1884. E. Gilson, La subérine et les cellules du liège, La Cellule etc., herausgeg. von Carnoy, t. VI, 1890. van Wisselingh, Sur la lamelle subéreuse et la subérine, Archives néerlandaises, t. XXVI, 1893. — Wiesners »Saftperiderm« ist im wesentlichen wohl nichts anderes als junges, noch nicht vertrocknetes Korkgewebe; inwieweit es als Wassergewebe fungieren kann, wäre noch näher zu untersuchen; vgl. Wiesner, Über das Saftperiderm, Österr. bot. Zeitschrift, 1890.

32) C. Nägeli, Über die Verdunstung an der durch Korksubstanz geschützten Oberfläche von lebenden und todten Pflanzentheilen, Bot. Mitteilungen, Bd. I, 1863, S. 28 ff. K. Eder, Untersuchungen über die Ausscheidung von Wasserdampf bei den Pflanzen, Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissensch., Bd. LXXII, I. Abth., 1875.

33) Wiesner und Pacher, Über die Transpiration entlaubter Zweige und des Stammes der Rosskastanie, Österr. bot. Zeitschrift, 1875, Nr. 5.

34) Vgl. C. Mikosch, Beiträge zur Anatomie und Morphologie der Knospendecken dikotyler Holzgewächse, Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissensch., Bd. LXXIII, I. Abth., 1876.

35) J. Wiesner, Versuche über den Ausgleich des Gasdruckes in den Geweben der Pflanzen, Sitzungsberichte der Wiener Akademie d. Wissensch., Bd. LXXIX, 1879.

36) S. Schwendener, Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen, Abhandlungen der k. Akademie der Wissensch. zu Berlin, 1882, S. 39 des Separatabdruckes.

37) C. Sanio, Vergl. Unters. über den Bau und die Entwickelung des Korkes, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. II. A. de Bary, Vergl. Anatomie der Vegetationsorgane. S. 560 ff. J. G. Weiss, Beiträge zur Kenntniss der Korkbildung, Denkschriften der k. bayrischen bot.

Gesellsch. zu Regensburg, Bd. VI, 1890. J. Kuhla, Untersuchungen über Entstehung und Verbreitung des Phelloderms, Bot. Centralblatt, Bd. LXXI, 1897. B. Leisering, Über die Korkbildung bei den Chenopodiaceen, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XVII, 1899.

38) G. Berthold, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XIII, S. 685 ff. A. Hansen, Über Stoffbildung bei den Meeresalgen, Mittheilungen aus der Zoolog. Station zu Neapel, Bd. XI, 1.—2. Heft, 1893.

39) A. de Bary, Vergl. Morphologie und Biologie der Pilze, Leipzig 1884, S. 32 ff. u. 444.

40) Fr. Schwarz, Über die Entstehung der Löcher und Einbuchtungen an dem Blatte von Philodendron pertusum, Sitzungsberichte d. Wiener Akademie d. Wissensch., Bd. LXXVII, I. Abth., 1878. E. Pfitzer, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. VIII, S. 40 ff. H. Vöchting, Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers, Tübingen, 1908, S. 73 ff. J. Buder, Studien an Laburnum Adami, Zeitschrift für indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, Bd. V, 1911, S. 275. P. Kassner, Untersuchungen über Regeneration der Epidermis, Inaug.-Dissert., Berlin, 1910. E. Küster, Pathologische Pflanzenanatomie, 2. Aufl. 1916, S. 142 ff.

Vierter Abschnitt.

Das mechanische System.

I. Allgemeines.

Eine der wichtigsten Voraussetzungen für das Gedeihen, ja für die gesamte Existenz der Pflanze besteht in dem Vorhandensein von Einrichtungen, die die Festigung aller ihrer Organe und ihres wechselseitigen Zusammenhanges zur Aufgabe haben. Je höher differenziert die betreffende Pflanze ist, je vielgestaltiger und zahlreicher ihre einzelnen Organe sind, desto leichter werden natürlich mechanische Eingriffe aller Art den Aufbau und die Gestaltung der Pflanze schädigen. Diese mechanischen Eingriffe äußern sich in verschiedener Weise; sie bewirken bei ungenügender Festigkeit ein Zerbrechen, Zerreißen, Zerdrückt- oder Zerquetschtwerden der betreffenden Pflanzenteile, und gegen diese Beschädigungen hat sich die Pflanze zu schützen, indem sie ihre Organe je nach Bedürfnis, d. h. je nach der Art ihrer Inanspruchnahme, bald biegungsfest (gegen Zerbrechen), bald zugfest (gegen Zerreißen), säulen- oder strebefest (gegen Einknicken), schubfest (gegen Abscheren) oder druckfest ausbildet.

Einrichtungen zur Herstellung der notwendigen Festigkeit bedarf jede Pflanze, die unscheinbare Fadenalge sowohl, wie ein mächtiger Baumriese. Der Zellfaden der Alge muß gegen das Zerreißen und Einknicken geschützt sein; und wenn wir die Algenrasen betrachten, welche in reißenden Gebirgswässern die Steine bedecken, so müssen wir uns sagen, daß die Festigkeit ihrer zarten Zellfäden nicht unbedeutenden Ansprüchen zu genügen hat. Wenn wir uns dann andererseits einen Repräsentanten unserer Laubwälder vor Augen halten, so werden uns bald die so verschiedenartigen Ansprüche klar, die an die Festigkeit seiner Organe gestellt werden. Zunächst hat der Stamm das Gewicht der mächtigen Krone, ihrer Ast- und Laubmassen zu tragen: er muß nach Art einer Säule strebefest gebaut sein. Die schief oder horizontal abstehenden Äste sind in gleicher Weise belastet und werden auf Biegungsfestigkeit in Anspruch genommen. Besitzt der Baum an langen Stielen hängende Früchte, wie z. B. die Platane, so werden die Stiele auf Zugfestigkeit beansprucht. Wenn dann ein Sturm weht, erhöhen und vervielfältigen sich die Ansprüche. Der Stamm und die Äste müssen biegungsfest sein, um nicht zu zerbrechen. Die Blätter würden vom Sturme zerfetzt werden, wenn sie nicht schubfest gebaut wären, und wenn nicht ihre Ränder noch besondere Schutzeinrichtungen gegen das

Einreißen besäßen. Und indem der Sturm den ganzen Baum zu entwurzeln droht, erstreckt sich die Inanspruchnahme der Festigkeit auch auf das gesamte Wurzelsystem, dessen einzelne Teile ihre Zugfestigkeit erproben müssen, in ähnlicher Weise wie die Ankertaue eines im Hafen vom Sturm gepeitschten Schiffes.

So wie die festen Zellwandungen der Pflanze ihre eigenartige Gestaltbildung, die Differenzierung der Organe, überhaupt erst möglich machen, da ohne Zellulosematerial die gestaltbildende Tätigkeit der an sich formlosen Plasmaindividuen ganz erfolglos wäre, ebenso ermöglichen die Zellwandungen zugleich die Erhaltung jener Eigengestalt der Pflanze und ihrer Organe, indem sie die hierzu erforderliche Festigkeit herstellen. Zu diesem Zwecke werden von der Pflanze verdickte, sowie unverdickte Zellwandungen verwendet. Dünne Zellwände vermögen freilich an sich keine nennenswerte Festigkeit zu erzielen. Sie erlangen erst dann eine mechanische Bedeutung, wenn sie durch den osmotischen Druck des Zellsaftes gespannt und infolgedessen straff werden: der Turgor muß hinreichend groß sein. Es handelt sich hier um dieselbe Erscheinung, die uns ein schlaffer, dünnwandiger Kautschukschlauch zeigt, wenn Luft oder Wasser hineingepreßt wird: der Schlauch ist nunmehr viel straffer, weniger leicht biegsam geworden. Jede krautige Pflanze, die im welken Zustand ihre Laubblätter hängen läßt, lehrt uns, daß im frischen, turgeszenten Zustande die Festigkeit der dünnwandigen, aber durch den Turgor gespannten Zellen ausreicht, um das Gewicht der nach dem Welken herabhängenden Organe zu überwinden, und sie in jenen Lagen zu erhalten, die sie ihrer Funktion gemäß einnehmen sollen.

Es ist leicht einzusehen, daß die mittels dünnwandiger Zellen unter Mitwirkung des Turgors erzielte Festigkeit von äußeren Einflüssen, namentlich von der Boden- und Luftfeuchtigkeit viel zu sehr abhängig ist, um größeren Pflanzen eine dauernde Festigkeit zu verleihen. Gerade zu jener Zeit, in der die Biegungsfestigkeit der oberirdischen Organe am meisten in Anspruch genommen wird, während eines länger andauernden Windes, sinkt infolge der erhöhten Transpiration der Turgor der Gewebe und hiermit auch die durch ihn bedingte Festigkeit. Die Pflanze muß daher mit verläßlicheren Einrichtungen ausgestattet sein, um sich die für ihre Existenz notwendige Festigkeit dauernd zu erhalten. Dies ist nur möglich, indem das Prinzip der Arbeitsteilung Platz greift und ganz bestimmten Geweben die Herstellung der erforderlichen Festigkeit überträgt. Diese Gewebe werden in mehr oder minder hervorragender Weise diesem besonderen Zweck angepaßt sein, und es wird sich diese Anpassung nicht nur in einer beträchtlichen Verdickung der Zellwandungen, d. i. in quantitativer Hinsicht äußern, sondern auch in bezug auf die Qualität, d. i. auf die Festigkeit des in Form von Zellwänden auftretenden Baumaterials. So kommt es zur Ausbildung von »spezifisch mechanischen« Zellen oder »Stereiden«; sie bilden in ihrer Gesamtheit das mechanische System oder »Stereom«, mit dessen Bau und Anordnung wir uns im folgenden zu beschäftigen haben.

II. Die mechanischen Zellen.

A. Gestalt und Bau der mechanischen Zellen.

1. Bastzellen. Der Begriff des »Bastes«[1]) ist bedeutend älter, als die pflanzliche Gewebelehre. Von alters her bezeichnet man mit diesem Ausdruck die zum Binden verwendbaren, geschmeidigen Teile der Rinde verschiedener Baumarten. So deutet schon die Bezeichnung, in ihrem ursprünglichen Sinne wenigstens, auf die hervorragenden mechanischen Eigenschaften dieses Gewebes hin, das unter allen mechanischen Gewebearten als das häufigste und wichtigste zu betrachten ist.

Die Bastzellen[2]) gehören zu den prosenchymatischen Zellformen; sie besitzen eine langgestreckte, spindelförmige Gestalt mit pfriemenförmig zugespitzten Enden. Diese Zellform kommt im wesentlichen durch selbständiges Spitzenwachstum der sich entwickelnden Zellen zustande, wodurch sich jede Bastzelle zwischen ihre Nachbarinnen gleichsam einkeilt. Daß auf diese Weise die wechselseitige Verbindung der Bastzellen infolge der Vergrößerung ihrer Berührungsflächen zu einer sehr festen wird, liegt auf der Hand, und in dieser Herstellung eines möglichst festen Verbandes der einzelnen Gewebselemente liegt die physiologische, d. h. mechanische Bedeutung der prosenchymatischen Zuspitzung der Zellen.

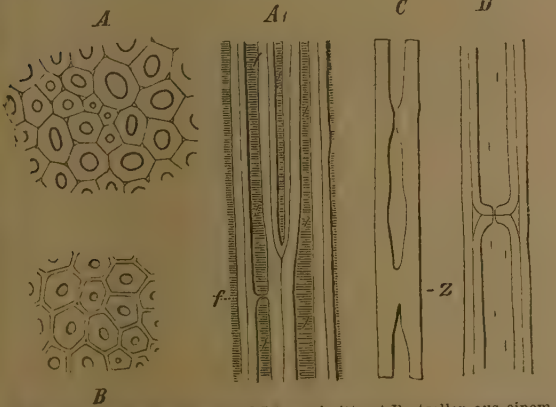


Fig. 46. Bastzellen in Quer- und Längsschnitt. *A* Bastzellen aus einem Zweige des Fruchtstandes der Dattelpalme im Querschnitt. A_1 dieselben im Längsschnitt; in der Mitte das zugespitzte Ende einer Bastzelle, bei *f* eine dünne Querwand; die Zellumina sind schraffiert. *B* Bastzellen aus der Rinde eines Zweiges von Buxus sempervirens im Querschnitt. *C* Bastzelle von Urena sinuata mit ungleichmäßig verdickten Wandungen, bei *Z* ist das Lumen ganz verschwunden (nach Wiesner). *D* stumpfe Bastzellen aus dem Blütenschafte von Allium multibulbosum.

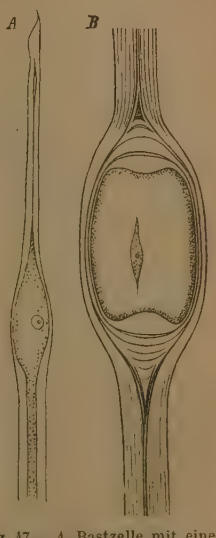


Fig. 47. *A* Bastzelle mit einer Anschwellung von Linum perenne. *B* lokale Anschwellung einer Bastzelle von Nerium Oleander mit Einkapselung des Protoplasmas durch neugebildete Zellulosehäute.

Eine in ihrer Bedeutung noch rätselhafte morphologische Eigentümlichkeit sind die lokalen Erweiterungen oder Ausbauchungen der Bastzellen mancher Pflanzen (Asclepiadeen, Apocyneen, Linum usitatissimum u. a.), in denen, wie

Krabbe gezeigt hat, sehr häufig Einkapselungen des Protoplasmas durch neugebildete Zellulosehäute erfolgen (Fig. 47).

Eine seltene Abweichung von der typischen prosenchymatischen Form der Bastzellen bilden die Stereiden im Blütenschafte der meisten Alliumarten, welche bei einer Länge von 4—5 mm ganz stumpfe Zellenden mit rechtwinkelig gestellten Querwänden besitzen (Fig. 46 *D*).

Die Länge der Bastzellen schwankt innerhalb weiter Grenzen. Im allgemeinen gehört ihre Länge mit zu den spezifischen Eigenschaften der betreffenden Pflanzenart. Am gewöhnlichsten sind Bastzellen in der Länge von 1—2 mm. In der nachstehenden Zusammenstellung sind die Längen- und Breitendimensionen der Bastzellen einiger Pflanzenarten mitgeteilt.

	Länge	Größte Breite
Tilia sp.	0,99—2,65 mm	durchschn. 0,015 mm
Corchorus sp.. . . .	0,8—4,1 »	0,046 »
Linum usitatissimum	20—40 »	0,15—0,17 »
Cannabis sativa . . .	10 mm und darüber	0,15—0,28 »
Urtica dioica	bis 77 mm	—
Boehmeria nivea . .	» 220 »	0,04—0,08 »

Unter den Bastzellen finden sich demnach die längsten Zellen des Pflanzenreiches vor.

Die Wandungen der Bastzellen sind stets mehr oder weniger stark verdickt, und zwar, wenn man von wenigen Ausnahmen absieht, ringsum in gleichmäßiger Weise. Das Lumen ist infolgedessen oft sehr verengert; bei den Bastzellen der Corchorusarten verschwindet es stellenweise sogar gänzlich. Die Mittellamellen sind meist sehr zart, zuweilen (z. B. bei Buxus) nicht unansehnlich verdickt. Die sekundären Verdickungsschichten sind meist sehr mächtig entwickelt, die Schichtung oft deutlich erkennbar. Eine auf Wassergehaltsdifferenzen beruhende Streifung tritt an den Bastzellmembranen der Apocyneen und Asclepiadeen auf. Sehr charakteristisch für die typischen Bastzellen sind die spaltenförmigen Tüpfelkanäle, welche die Wandungen in longitudinaler oder schiefer Stellung durchsetzen (Fig. 46 A_1, *D*). Am häufigsten sind schief gestellte Tüpfel, deren Stellung mit seltenen Ausnahmen einer linksläufigen Schraubenlinie entspricht. Diese Stellungsrichtung der Tüpfel ist deshalb von Bedeutung, weil daraus die Richtung der Micellreihen erschlossen werden kann. Verschiedene Tatsachen sprechen nämlich dafür, daß man sich in prosenchymatischen Zellen die kleinsten Membranpartikelchen (Micelle) reihenweise verwachsen zu denken hat, so daß sie überaus zarte, mikroskopisch nicht mehr wahrnehmbare Fibrillen darstellen [3]). Die Wandungen einer Bastzelle mit schief gestellten Tüpfeln beständen demnach aus einem mehrfach gedrehten, von einem Kanale, dem Zellumen, durchzogenen Bündel solch feinster und überaus zahlreicher Fasern. Man könnte also die Bastzelle mit einem Tau vergleichen, dessen einzelne Fasern ja gleichfalls in Schraubenlinien verlaufen. Und so wie die Tordierung der Faserbündel des Taues seine Zugfestigkeit erhöht, so dürfte auch der schraubenlinige Verlauf der Micellreihen in den Bastzellwänden mechanisch vorteilhaft sein.

Hinsichtlich der chemischen Beschaffenheit der Wandungen ist zu erwähnen, daß ihre Verdickungsschichten gewöhnlich aus ziemlich unveränderter Zellulose

bestehen. Häufig kommen allerdings auch verholzte Wandungen vor, und zwar in allen Abstufungen der Verholzung. Eine durchgreifende Beziehung zwischen der chemischen Beschaffenheit der Bastzellwände und ihren mechanischen Eigenschaften scheint nicht vorhanden zu sein.

Solange die Bastzelle wächst und ihre Wände verdickt, besitzt sie natürlich einen lebenden Protoplasten. Bei den Asclepiadeen, Apocyneen und Urticaceen sind die Bastzellen, wie Treub gezeigt hat, typisch mehrkernig. Das gleiche gilt nach meinen Beobachtungen für die Bastzellen des Leins und verschiedener Leguminosen. Mit Rücksicht auf die oft so beträchtliche Länge der Bastzellen kann bei ihrem bedeutenden aktiven Längenwachstum und ihrer starken Membranverdickung eine Mehrzahl von Kernen nur vorteilhaft sein. Möglicherweise ist auch die häufige »Fächerung« der Bastzellen von diesem Gesichtspunkt aus zu betrachten. Diese kommt dadurch zustande, daß mehrere zarte Querwände die Bastfaser in einzelne Fächer teilen, deren jedes entwickelungsgeschichtlich eine einzelne Zelle repräsentiert. Die dünnen Querwände sind in mechanischer Hinsicht gänzlich bedeutungslos, ihre Bildung kann demnach nicht der Zweck der Fächerung sein. Wohl aber ist es, wie gesagt, möglich, daß dadurch die Mehrkernigkeit der Gesamtfaser angestrebt wird. — In ausgewachsenen Bastzellen sind die lebenden Protoplasten überflüssig und gehen demnach meist zugrunde. Das Zellumen wird dann von wässeriger Flüssigkeit oder von Luft erfüllt.

Mit den typischen Bastzellen vollkommen übereinstimmende Stereiden kommen bereits bei den Laubmoosen vor. Ihre prosenchymatische Zuspitzung ist zuweilen eine so scharfe (Blattnerv von Atrichum undulatum), wie sie sogar bei Monokotylen nur selten beobachtet wird. Auch sind sie zuweilen mit längs oder linksschief verlaufenden spaltenförmigen Tüpfeln versehen (Climacium dendroides). — Ihre höchste und vollkommenste Ausbildung erreichen die Bastzellen unstreitig bei den Monokotylen, speziell den Gräsern und Cyperaceen.

2. Libriformzellen. Die Unterscheidung zwischen Bast- und Libriformzellen gründet sich nicht so sehr auf tatsächlich vorhandene morphologische Unterschiede, sie leitet ihre Berechtigung vielmehr in erster Linie von der topographischen Lagerung ab. Es ist nämlich seit Sanio, der den Begriff des Libriforms, der »bastfaserähnlichen Zellen« aufgestellt hat, fast allgemein üblich, die Stereiden des Holzes der Dikotylen mit dem obigen Ausdruck zu bezeichnen. Allgemeiner und wohl auch richtiger gesagt, pflegt man alle innerhalb des Verdickungsringes auftretenden mechanischen Zellen als Libriformzellen den außerhalb des Verdickungsringes gelegenen »echten Bastzellen« gegenüberzustellen. Es ist einleuchtend, daß die Aufstellung des Verdickungsringes als Grenzzone zwischen verschiedenen Zellformen eine ganz willkürliche, weil ausschließlich auf topographischer Grundlage beruhende ist. Für die physiologische Funktion, d. i. im vorliegenden Falle die mechanische Bedeutung einer bestimmten Zellform, ist es an sich gleichgültig, ob die betreffenden Elemente innerhalb oder außerhalb des Verdickungsringes gelegen sind. — Aus Zweckmäßigkeitsgründen kann aber eine ausführliche Besprechung des Libriforms erst im letzten Abschnitt erfolgen.

3. Kollenchymzellen[4]). Während die Bast- und Libriformzellen ihrer Aufgabe, die Festigkeit ausgewachsener Pflanzenteile herzustellen, in sehr

vollständiger Weise Genüge leisten, wären sie in jungen, streckungsfähigen Organen durchaus nicht am Platze. Man darf eben nicht außer acht lassen, daß die vollkommen ausgebildeten Bastzellen nur mehr aus toten Zellhautgerüsten bestehen, denen selbstverständlich jedes weitere Wachstumsvermögen vollständig abgeht. Wir brauchen uns bloß ein junges, im Längenwachstum begriffenes Organ mit Strängen aus Bastzellen ausgestattet zu denken,

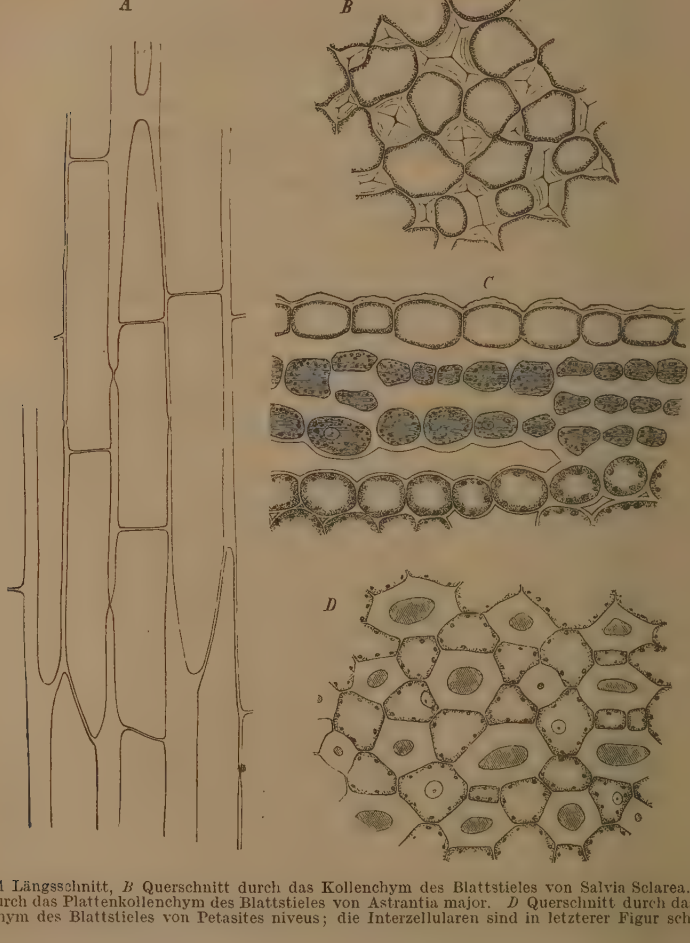


Fig. 48. *A* Längsschnitt, *B* Querschnitt durch das Kollenchym des Blattstieles von Salvia Sclarea. *C* Querschnitt durch das Plattenkollenchym des Blattstieles von Astrantia major. *D* Querschnitt durch das Lückenkollenchym des Blattstieles von Petasites niveus; die Interzellularen sind in letzterer Figur schraffiert.

um alsbald das Irrationelle einer solchen Kombination einzusehen. Es könnte in diesem Falle nur zweierlei eintreten: entweder wäre der Bast zugfest genug, um ein ausgiebiges Wachstum des Organes geradezu unmöglich zu machen; oder die Bastzellen würden reißen und so zu jeder ferneren mechanischen Leistung untauglich werden. In Streckung begriffene Organe benötigen daher

ein mechanisches Gewebe, das selbst noch streckungs-, d. h. wachstumsfähig ist. Dieses Gewebe ist das Kollenchym. — Seine Bedeutung als Skelettgewebe noch wachsender Pflanzenteile schließt übrigens nicht aus, daß es in vielen ausgewachsenen, doch krautig bleibenden Organen (Blattstielen usw.) auch dauernd als mechanisches Gewebe dient.

Wegen seiner Geschmeidigkeit und Wachstumsfähigkeit findet das Kollenchym endlich auch in den als Bewegungsorgane fungierenden Gelenkpolstern der Leguminosenblätter, in den Knoten der Gramineen usw. Verwendung.

Ihrer Gestalt nach kann man prosenchymatische und parenchymatische Kollenchymzellen unterscheiden, zwischen denen es übrigens alle Übergänge gibt. Die ersteren erreichen eine beträchtliche Länge (bis zu 2 mm), sind so wie die Bastzellen häufig gefächert und besitzen meist spaltenförmige, longitudinal gestellte Tüpfel.

Die typischen Kollenchymzellen zeichnen sich durch eine ganz charakteristische Verdickungsweise ihrer Wandungen aus. Die Verdickung ist nämlich keine ringsum gleichmäßige, sie beschränkt sich vielmehr ausschließlich auf die Zellkanten, oder ist doch hier viel auffälliger als an den übrigen Zellwandpartien (Fig. 48 *B*). Diese Eigentümlichkeit steht in engster Beziehung zur Funktion des Kollenchyms als mechanisches Gewebe der im Wachstum begriffenen Pflanzenteile. Dadurch, daß zwischen den verdickten Wandpartien ganz unverdickte oder nur schwach verdickte Membranstreifen sich befinden, wird nämlich ein doppelter Vorteil erreicht. Erstens bedingt diese Bauart eine größere Plastizität des ganzen Gewebes, indem die einzelnen Fasern nicht unverrückbar miteinander verbunden sind; ein mechanischer Vorteil, der namentlich beim Dickenwachstum des betreffenden Organes zur Geltung kommt. Die unverdickten Membranstreifen erleichtern aber außerdem noch den osmotischen Stoffverkehr zwischen den einzelnen Zellen, wodurch dann ihre Ernährung, die Zufuhr neuen Baumaterials, in hohem Grade begünstigt wird.

Die soeben geschilderte typische Form des Kollenchyms wird von Carl Müller als »Eckenkollenchym« bezeichnet. Treten längs der verdickten Zellkanten Interzellulargänge auf, so spricht er von »Lückenkollenchym« (z. B. bei Petasitesarten und anderen Compositen, Fig. 48 *D*). Sind nur die tangentialen Wände gleichmäßig verdickt, so kommt ein »Plattenkollenchym« zustande (Astrantiaarten, Sanguisorba u. a. Fig. 48 *C*). Bei allseitiger Wandverdickung, scharfer Differenzierung des Innenhäutchens und mangelnder Sichtbarkeit der Mittellamellen kann von »Knorpelkollenchym« gesprochen werden, wie denn überhaupt der Vergleich des pflanzlichen Kollenchyms mit dem tierischen Knorpelgewebe nicht unzutreffend ist.

Die verdickten Kollenchymzellwände zeichnen sich durch starkes Lichtbrechungsvermögen aus und fallen auf Querschnitten durch ihren hellen Glanz besonders auf. Bei Behandlung mit Chlorzinkjodlösung oder Jod und Schwefelsäure nehmen sie eine hellblaue Färbung an, sie stehen also hinsichtlich ihrer chemischen Beschaffenheit der sog. reinen Zellulose noch näher als die Bastzellwände. Bemerkenswert ist der hohe Wassergehalt der Kollenchymzellwand. Nach J. Cohn enthält sie 60—70% ihres Gesamtgewichtes an Wasser, während verholzter Bast und Holz nur 20—40% enthalten. Der Wassergehalt nimmt vom Zellumen aus gegen die Mitte der verdickten Zellkanten zu. Wie aus

der Kontraktion in wasserentziehenden Mitteln (absol. Alkohol) hervorgeht, ist das Wasser hauptsächlich in radialer, weniger in tangentialer, am wenigsten in longitudinaler Richtung eingelagert. So wurde z. B. von J. Cohn bei Eupatorium cannabinum in radialer Richtung eine Kontraktion von 22—23%, in tangentialer eine solche von 7—12%, in longitudinaler eine Verkürzung von nur $^1/_2$—$^3/_4$% beobachtet. Diese geringe Verkürzung in letztgenannter Richtung wurde schon früher von Ambronn festgestellt. Sie lehrt uns, daß die kleinsten Partikelchen der Membran in longitudinaler Richtung am innigsten miteinander verkettet sind, d. i. in jener Richtung, in der die mechanische Inanspruchnahme der Membran erfolgt.

Die Kollenchymzellen besitzen im Gegensatz zu den Bastfasern auch dann noch einen lebenden Plasmaschlauch, wenn sie in bereits ausgewachsenen Pflanzenteilen als mechanisches Gewebe fungieren. Auch enthalten sie fast immer Chlorophyllkörner, wenn auch nur in geringer Menge.

Fig. 49. Sprengung des Bastringes und Ausfüllung der Spalten mit Sklerenchym im Stengel von Aristolochia Sipho. *A* in die enge linke Spalte wölbt sich die darüber befindliche Rindenparenchymzelle papillös hinein. Die breite rechte Spalte ist teilweise schon von vier dünnwandigen Zellen ausgefüllt. *B* älteres Stadium: die breite Spalte im Bastring ist fast ganz mit Sklerenchym ausgefüllt.

4. Sklerenchymzellen[5]). Alle nicht prosenchymatischen Stereiden sollen in diesem Buch als Sklerenchymzellen oder »Sklereiden« (nach Tschirch) bezeichnet werden. Sie werden von der Pflanze meist zu lokalmechanischen Zwecken verschiedenster Art verwendet und sind infolgedessen hinsichtlich ihres morphologischen Baues von großer Mannigfaltigkeit.

Mehr oder weniger isodiametrische Sklerenchymzellen (Steinzellen, Brachysklereiden) treten am häufigsten in der Rinde dikotyler Holzgewächse auf, wo

sie in der Regel aus der nachträglichen Sklerose von dünnwandigen Parenchymzellen hervorgehen und im allgemeinen die Druckfestigkeit der Borke erhöhen helfen. Man kann sie hier in bezug auf ihre Wirkungsweise den Sandkörnern vergleichen, die der Maurer dem weichen Lehme beimischt, um seinen Zusammenhalt zu erhöhen, oder dem Glaspulver, das der Guttapercha eingestreut wird, um ihre Zusammendrückbarkeit zu verringern. Bei zahlreichen Laubhölzern (Quercus, Juglans, Carpinus, Betula, Fraxinus u. v. a.) werden in jungen Zweigen die isolierten Bastzellgruppen der Rinde durch Tangentialverbände aus Brachysklereiden zu einem geschlossenen Ring verbunden, der als »gemischter Ring«, wie ihn Tschirch bezeichnet, die Biegungsfestigkeit des Organes erhöht. Sehr häufig kommt es vor, daß dieser gemischte Ring, oder auch ein von vornherein geschlossener Bastring (Aristolochia Sipho, Boussingaultia baselloides u. a.) infolge des sekundären Dickenwachstums und der damit verbundenen tangentialen Zugspannungen durch radiale Risse zerklüftet wird; in diese Spalten

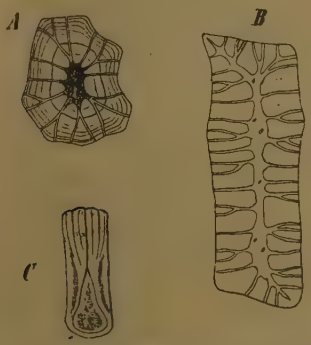


Fig. 50. *A* Sklerenchymzelle aus der Schale einer Wainuß. *B* stabförmige Sklerenchymzelle aus einem Birnenstiele. *C* palisadenförmige Sklerenchymzelle aus der Samenschale von Phaseolus vulgaris.

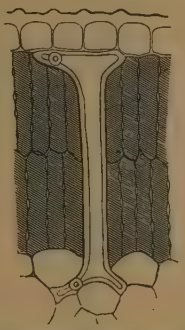


Fig. 51. Säulenzelle mit angrenzendem Palisadengewebe aus dem Blatt von Hakea suaveolens.

wachsen von außen Rindenparenchymzellen hinein, indem sie die angrenzenden Wandpartien papillenartig in die vorerst noch schmalen Risse hineinstülpen. In dem Maße, als diese Risse breiter werden, wachsen auch die parenchymatischen Füllzellen, teilen sich, verdicken dann ihre Wände und werden schließlich zu Sklerenchymzellen, die den zerrissenen Ring wieder vollständig reparieren (Fig. 49). Bekannt sind ferner die aus isodiametrischen Sklereiden zusammengesetzten Steinkörperchen im Fruchtfleisch der Birne und anderer Pomaceen, die von Potonié für Rudimente einer bei den Stammeltern vorhanden gewesenen Steinhülle erklärt werden und jetzt in dem zarten Fruchtfleich möglicherweise eine ähnliche Rolle spielen, wie in der Rinde von Holzgewächsen. Letzteres gilt vielleicht auch für ihr Vorkommen in den fleischigen Wurzelknollen von Paeonia, Dahlia u. a. Auch im Marke verschiedener Holzgewächse sind sie zu finden.

Stabförmige Sklerenchymzellen (Stabzellen, Makrosklereiden) mit abgestutzten Zellenden (Fig. 50 *B*) kommen gleichfalls in Baumrinden vor (Cinchona), sehr

häufig auch in Frucht- und Samenschalen, wo sie bei senkrechter Orientierung zur Oberfläche als »Palisadensklerenchym« bezeichnet werden können (Leguminosen, Cannabis u. a., Fig. 50 *C*). Daran schließen sich hinsichtlich ihrer Gestalt die an den Enden knochenförmig erweiterten Osteosklereiden, die I- oder T-förmigen, an den Enden zuweilen verzweigten Strebe- und Säulenzellen, wie sie z. B. im Blatt von Hakea auftreten (Fig. 51), endlich die vielarmig verzweigten Astrosklereiden (Ophiurenzellen, Spicularzellen), deren einzelne Arme prosenchymatisch zugespitzt sind, und sowohl in Rinden (Abies pectinata, Larix europaea) als auch im Chlorophyllparenchym der Blätter verschiedener Pflanzen (Camellia [Fig. 53], Olea, Fagraea, Dammara, Sciadopitys, Gnetum u. a.) vorkommen und als Aussteifungseinrichtungen die derbe, lederartige Beschaffenheit der betreffenden Blätter mitbedingen. Daran schließen sich die unverzweigten,

Fig. 52. Drüsenzotte des Blattstieles von Begonia imperialis, deren Stiel von einer an ihrer Basis hakig gekrümmten Sklerenchymzelle durchzogen wird.

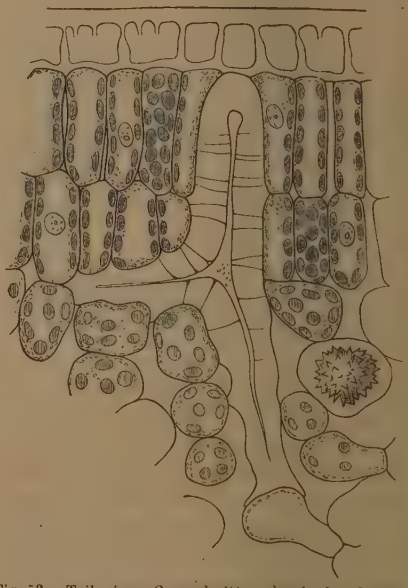


Fig. 53. Teil eines Querschnittes durch das Laubblatt von Camellia japonica mit einer Sklerenchymzelle.

in ihrer Gestalt an Bastzellen erinnernden, aber mit kreisrunden Tüpfeln versehenen Sklereiden, welche die Drüsenzotten der Blattspreiten und Blattstiele von Begonia imperialis der Länge nach durchziehen (Fig. 52). In den derben Zotten der Melastomaceen sind oft ganze Sklereidenbündel ausgebildet, die mit ihrem unteren Ende wurzelartig in das Blattgewebe eindringen.

Die typische Sklerenchymzelle, wie sie z. B. in den Rinden der Bäume, im Fruchtfleisch der Birne, in den Schalen der Steinfrüchte vorkommt, besitzt meist stark verdickte und deutlich geschichtete Wände, wobei sich einzelne Schichtenkomplexe oft scharf voneinander abheben und distinkte Schalen bilden. Zahlreiche, häufig verästelte Tüpfelkanäle von rundem Querschnitt durchziehen die Wände (Fig. 50 *A*). Diese sind häufig von gelblicher oder braunroter Farbe und zeichnen sich meist durch starke Verholzung aus. Der Plasmaleib ist in der Regel abgestorben; das oft sehr stark verengte Lumen wird von wässeriger Flüssigkeit oder von einer rotbraunen, körnigen Masse gefüllt.

B. Elastizität und Festigkeit der mechanischen Zellen.

Nachdem wir bereits in den vorstehenden Auseinandersetzungen wiederholt Gelegenheit fanden, auf die Übereinstimmung zwischen Bau und Funktion der mechanischen Zellen hinzuweisen, soll nunmehr in diesem Kapitel ausführlich gezeigt werden, daß die mechanischen Zellen auch in bezug auf die wichtigsten physikalischen Eigenschaften ihrer Membransubstanz den Anforderungen vollständig entsprechen, welche an sie als den Elementen der Festigungseinrichtungen des Pflanzenkörpers gestellt werden. Die hier zu besprechenden Versuche über die Elastizität und Festigkeit der mechanischen Zellen sind zuerst von Schwendener ausgeführt und in seinem grundlegenden Werk über diesen Gegenstand beschrieben worden[6]). Dieser Forscher wendete sein Augenmerk hauptsächlich den Bastzellen zu. Später hat Ambronn die Festigkeits- und Elastizitätsverhältnisse des Kollenchyms einer eingehenden Besprechung unterzogen. Hierher gehörige Beobachtungen liegen ferner von Th. von Weinzierl, meinem Vater Friedr. Haberlandt u. a. vor.

Die von Schwendener angewandte Versuchsmethode war ganz einfach. Aus Blättern oder bastreichen Stengelteilen wurden Riemen von ca. 150 bis 400 mm Länge und etwa 2—5 mm Breite herausgeschnitten und am oberen Ende in einen Schraubstock, am unteren in eine starke Pinzette gespannt, die zugleich zum Anhängen der Gewichte eingerichtet war. Mittels ganz einfacher Vorrichtungen wurde die durch die Belastung bewirkte Verlängerung, beziehungsweise die nach Wegnahme der Gewichte eintretende Verkürzung der Riemen bestimmt. Von den geprüften Riemen wurden Querschnitte angefertigt, mit Hilfe des Zeichenprismas bei angemessener Vergrößerung skizziert, und sodann die Querschnittsfläche der widerstandsfähigen Elemente auf der Skizze gemessen.

In ähnlicher Weise bestimmte Ambronn die Festigkeits- und Elastizitätsverhältnisse des Kollenchyms. Um die wirksame Querschnittsfläche möglichst genau berechnen zu können, verfuhr Ambronn folgendermaßen: Er zeichnete mittels des Zeichenprismas den Querschnitt des betreffenden Kollenchymstranges auf gleichmäßig starkes Papier, wog das von der Zeichnung bedeckte Papierstück ab und schnitt dann die Zellumina sorgfältig aus. Nach Wägung des übriggebliebenen Netzes konnte dann leicht die Querschnittsfläche der Wandungen berechnet werden.

In der nachstehenden Tabelle stelle ich zunächst eine Reihe der von Schwendener, Weinzierl und Firtsch ermittelten Daten zusammen und

nehme in sie des Vergleiches halber auch einige auf Metalle bezügliche Angaben auf. Diese letzteren hat teilweise schon Schwendener in seinem »Mechanischen Prinzipe« zum Abdrucke gebracht; sie sind der 5. Auflage von Weisbachs Ingenieur- und Maschinenmechanik entnommen.

Name	Tragmodul *) per qmm in kg	Festigkeitsmodul per qmm in kg	Verlängerung bei der Elastizitätsgrenze auf 1000 Längeneinheiten
Dianthus capitatus	14,3	—	7,5
Dasylirion longifolium	17,8	21,6	13,3
Dracaena indivisa	17	21,8	17
Phormium tenax	20	25	13
Hyacinthus orientalis	12,3	16,3	50
Allium porrum	14,7	17,6	38
Lilium auratum	19	—	7,6
Nolina (Pincenectia) recurvata	25	—	14,5
Papyrus antiquorum	20	—	15,2
Molinia coerulea	22	—	11
Secale cereale	15—20	—	4,4
Cibotium Schiedei	18—20	—	10
Polytrichum juniperinum Stämmchen	—	7,5	—
Polytrichum juniperinum Seta	—	14,5	—
Silber	11	29	—
Kupferdraht	12,1	—	1,00
Messingdraht	13,3	—	1,35
Schmiedeeisen	13,13	40,9	0,67
Deutscher Stahl	24,6	82	1,20

Aus der Vergleichung dieser Zahlen ergeben sich ebenso interessante als überraschende Ergebnisse. Das Tragvermögen des Bastes (bei der Elastizitätsgrenze) ist auffallend groß; es variiert pro Quadratmillimeter Querschnittsfläche gewöhnlich zwischen 15 und 20 kg und kommt also dem Tragvermögen des Schmiedeeisens gleich; der Bast von Nolina recurvata ist in genannter Hinsicht sogar dem Stahl ebenbürtig. Dabei unterscheidet sich aber der Bast durch zwei wichtige Merkmale von den Metallen: 1. durch eine weitaus größere Dehnbarkeit, indem seine Verlängerung bei der Elastizitätsgrenze ca. 10 bis 15 Längeneinheiten auf 1000 beträgt, während sie bei den Metallen im Durchschnitt kaum eine Längeneinheit erreicht; 2. durch die geringe Differenz zwischen Tragmodul und Festigkeitsmodul, die sich darin äußert, daß, wenn jene Zugkräfte, die nur eine Verlängerung bis zur Elastizitätsgrenze bewirken, nur um ein Weniges größer werden, das sofortige Zerreißen eintritt. Bei den Metallen ist diese Differenz viel größer; so beträgt z. B. beim Schmiedeeisen in Stäben das Festigkeitsmodul ziemlich genau das Dreifache des Tragmoduls. Schwendener bemerkt hierzu folgendes: »Die Natur hat offenbar ihre ganze Sorgfalt auf das Tragvermögen verwendet. Und mit Recht, denn

*) Unter dem Tragmodul versteht man bekanntlich jene maximale Belastung, bezogen auf die Flächeneinheit des Querschnittes, bei der die Elastizitätsgrenze noch nicht überschritten wird. Das Festigkeitsmodul repräsentiert dann jene Belastung pro Flächeneinheit, bei der das Zerreißen erfolgt.

das Festigkeitsmodul kommt bei Konstruktionen tatsächlich gar nicht in Betracht, da jede Überschreitung der Elastizitätsgrenze durchaus unstatthaft ist«.

Bestimmte Beziehungen der Festigkeit des Bastes zur Verholzung seiner Zellwände lassen sich nicht nachweisen. Wohl aber scheint nach den Beobachtungen Sonntags eine Beziehung zwischen der Dehnbarkeit der Bastzellen und dem Neigungswinkel der Mizellreihen in den Zellwänden vorhanden zu sein. Bei allen duktilen Fasern ist der Winkel, den die schräg verlaufenden Mizellreihen (Fibrillen) mit der Längsachse der Zelle einschließen, sehr groß.

Was das Kollenchym betrifft, so ergab sich aus den Versuchen Ambronns, daß seine absolute Festigkeit derjenigen des echten Bastes nur wenig nachsteht; es reißt durchschnittlich erst bei einer Belastung von 10—12 kg pro qmm. Dagegen unterscheidet sich das Kollenchym vom Bast in sehr wesentlicher Weise dadurch, daß seine Elastizitätsgrenze weitaus niedriger liegt, indem schon eine Belastung von 1,5—2 kg pro qmm zu einer bleibenden Verlängerung führt. Diese physikalische Eigentümlichkeit der Kollenchymzellwandungen ist für die speziellen Aufgaben dieses Gewebes von größter Bedeutung. Nur auf diese Weise wird es in den Stand gesetzt, »beim interkalaren Aufbau als Stütze zu dienen, ohne dabei dem Längenwachstum hinderlich zu sein«.

Um die vorzügliche Qualität des zum Aufbau des Skelettes verwendeten Materials richtig beurteilen zu können, erscheint es notwendig, die Festigkeitsverhältnisse gewöhnlicher Zellulosewände zum Vergleich heranzuziehen. Nach Schwendener beläuft sich die Tragkraft der Zellwände von dünnwandigparenchymatischem Mark- oder Rindengewebe verschiedener junger Dikotylenstengel im Durchschnitt auf rund 1 kg pro qmm. Man wird demnach kaum fehlgehen, wenn man annimmt, daß das Festigkeitsmodul von imbibierten Zellwandungen, die aus relativ reiner Zellulose bestehen und keinen spezifisch-mechanischen Zwecken angepaßt sind, 1 kg pro qmm nicht überschreitet. Das Festigkeitsmodul der Stereidenwände beträgt das 10—25fache dieser Größe.

Die bisher mitgeteilten Angaben beziehen sich durchaus nur auf solche Stereomstränge, die direkt der lebenden Pflanze entnommen waren, also einen bestimmten normalen Wassergehalt besaßen. Das Austrocknen des betreffenden Gewebes verändert begreiflicherweise seine Elastizitäts- und Kohäsionsverhältnisse. Bereits von Schwendener wurde gefunden und von Weinzierl durch ausführliche Untersuchungen bestätigt, daß die absolute Festigkeit des Bastes mit dem abnehmenden Wassergehalte wächst, während die Elastizität immer kleiner wird. Zur Illustrierung dieses Satzes teile ich hier aus einer von Weinzierl zusammengestellten Tabelle die auf die Baststränge des Blattes von Dasylirion longifolium bezüglichen Daten mit:

	Wassergehalt des Blattes	Tragmodul in kg	Festigkeitsmodul in kg	Verlängerung auf 1000 Längeneinheiten
I.	45%	17,8	21,6	13,3
II.	11 »	23,2	26,7	10,4

Von physiologischem Interesse sind diese Veränderungen nur insofern, als ausgetrocknete Baststränge bisweilen am Aufbau der Borke beteiligt sind.

III. Die mechanischen Bauprinzipien[7].

Wenn der Ingenieur den Plan einer Brücke entwirft, oder der Architekt den Plan eines Dachstuhles, dann handelt es sich ihnen jedesmal darum, das zur Verfügung stehende Material möglichst auszunützen oder, deutlicher gesagt, mit möglichst geringem Materialaufwande die größtmögliche Festigkeit und Solidität der Konstruktion zu erzielen. Zu diesem Behufe müssen die festen Konstruktionsteile in ganz bestimmter, von der theoretischen Mechanik vorgezeichneten Weise angeordnet sein. Genau derselben Aufgabe sieht sich die Natur bei der Herstellung der Festigkeit der Organismen gegenübergestellt. Auch hier soll mit möglichst geringem Materialaufwande die erforderliche Festigkeit hergestellt werden, und dieselben Bauprinzipien, nach welchen der Techniker arbeitet, sind deshalb auch für die organbildende Tätigkeit der Naturkräfte maßgebend. Dieselben Konstruktionsprinzipien, welche in einer den Strom überspannenden, elegant und kühn gebauten Eisenbahnbrücke verkörpert sind, kamen in vielleicht noch vollendeterer Weise bereits vor Hunderttausenden von Jahren in der Pflanzenwelt vergangener geologischer Perioden zum Ausdruck.

Wir wollen nun im nachstehenden die wichtigsten mechanischen Bauprinzipien, die hier in Betracht kommen, näher kennen lernen.

A. Die Biegungsfestigkeit.

Wenn wir einen geraden Tragbalken, der an den Enden frei aufliegt, in der Mitte belasten, so wird er sich nach Maßgabe seiner Belastung mehr oder weniger stark krümmen; er muß sich dabei auf seiner nach oben gekehrten Seite etwas verkürzen, auf der unteren entsprechend verlängern. Der Verkürzung entspricht eine Druckspannung, der Verlängerung eine Zugspannung, und begreiflicherweise werden diese Spannungen an der oberen und unteren Grenzfläche ihr Maximum erreichen. Gegen die Mitte des Querschnittes zu nehmen die einander entgegengesetzten Spannungen ab und gehen hier durch Null ineinander über. Diese der Spannung Null entsprechende Faserschicht heißt neutrale Faser. Um also einen Balken möglichst biegungsfest zu konstruieren, wird man das zur Verfügung stehende Material dorthin verlegen, wo die Spannungen am größten sind, d. i. an die obere und untere Grenzfläche. So erhalten wir einen oberen und einen unteren Konstruktionsteil des Balkens, die beiden sogenannten Gurtungen, die selbstverständlich miteinander fest verbunden sein müssen. Den diese Verbindung herstellenden Konstruktionsteil nennt man die Füllung, und der ganze derartig konstruierte Balken wird als Träger bezeichnet. Seine Querschnittsform wird im allgemeinen ein I oder ein doppeltes T (I) darstellen, wobei die horizontalen Striche der Gurtungen entsprechen und der vertikale Strich der Füllung (Fig. 54 *A*).

Das Tragvermögen des balkenförmigen Trägers wächst natürlich mit der Stärke der Gurtungen. Es nimmt aber auch mit ihrem gegenseitigen Abstand zu, weil die aus der Belastung des Balkens resultierenden Zug- und Druckkräfte dem Abstand der Gurtungen umgekehrt proportional sind. Eine bedeutend

leichtere Konstruktion als die Gurtungen lassen die Verbindungsglieder zwischen ihnen, die Teile der Füllung zu, weil sie begreiflicherweise geringeren Spannungen ausgesetzt sind. Bei Brückenträgern wird als Füllung gewöhnlich ein Gitterwerk oder Fachwerk angewendet, und wenn der Träger aus zweierlei Material besteht, so wird natürlich das minderwertige Material zur Herstellung der Füllung verwertet. Aus diesem letzteren Grunde bestehen in der Pflanze die Gurtungen stets aus mechanischen Zellen, die Füllungen dagegen aus Leitbündeln oder aus Parenchym.

Der I-förmige Träger ist nur in einer Ebene biegungsfest. Wollen wir nun eine Konstruktion herstellen, die in verschiedenen Ebenen, d. h. nach verschiedenen Richtungen, senkrecht zur Achse biegungsfest ist, so müssen wir mehrere I-förmige Träger derart kombinieren, daß sie die neutrale Achse miteinander gemein haben. In der nebenstehenden Fig. 54 *B* sind drei I-förmige Träger kombiniert; *aa'*, *bb'* und *cc'* sind die paarweise zusammenhängenden Gurtungen; die gestrichelten Linien würden den radialen Füllungen entsprechen, die aber bei einer derartigen Kombination von Trägern überflüssig werden, sobald die einzelnen Gurtungen unter sich durch tangentiale Verbände fest vereinigt sind. Denn nunmehr sind ja auch die zusammengehörigen Gurtungen wechselseitig so gut wie fest verbunden. Derartige Kombinationen kommen im Pflanzenreich überaus häufig vor. — Denken wir uns ferner die einzelnen Gurtungen so dicht nebeneinander im Kreise stehend, daß sie miteinander seitlich verschmelzen, so haben wir jetzt die zylindrische Röhre vor uns, welche im Pflanzenreiche gleichfalls eine sehr häufige Verwendung findet.

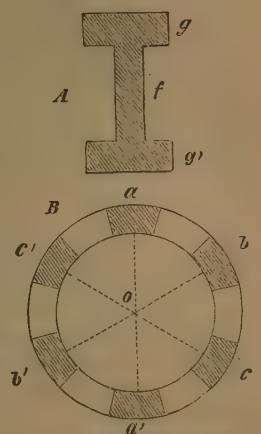


Fig. 54. *A* ein I-förmiger Träger, *g* obere, *g'* untere Gurtung, *f* Füllung des Trägers. *B* zusammengesetzter Träger, aus drei I-förmigen kombiniert; *aa'*, *bb'*, *cc'* die drei Gurtungspaare; durch *o* geht die gemeinschaftliche neutrale Achse.

Von den kombinierten Gurtungen eines allseits biegungsfesten Trägers kann jede einzelne Gurtung abwechselnd auf Zug und Druck beansprucht werden. Damit nun bei eintretender Druckspannung die einzelnen Gurtungen nicht etwa seitlich ausbiegen oder einknicken, bevor die Elastizitätsgrenze erreicht wird, werden sie gleichfalls biegungsfest gebaut und erhalten eine ähnliche Querschnittsform wie der ganze Träger, so z. B. die Form eines liegenden Doppel-T (H), eines Kreuzes, eines Ringes usw. Auch diese rationelle Umgestaltung der einzelnen Gurtungen des Hauptträgers zu Trägern zweiter Ordnung sehen wir im Pflanzenreiche häufig durchgeführt.

Bei allseits biegungsfesten Trägern darf die Wanddicke nicht zu gering sein, weil sonst die Querspannungen, die bei der Belastung des Trägers auftreten, zu leicht ein Einknicken der dünnen Wandungen bewirken; diesem Einknicken geht stets eine Veränderung der Querschnittsform des Trägers voraus, und schon dies soll aus naheliegenden Gründen möglichst vermieden werden. Die Wanddicke muß also annähernd im richtigen Verhältnisse zum Durchmesser stehen. Schwendener veranschlagt das Minimum der zulässigen Wanddicke

auf ungefähr $\frac{1}{7}$—$\frac{1}{8}$ des Durchmessers. Sind die Wände noch dünner, dann müssen besondere Aussteifungsvorrichtungen vorhanden sein, welche die Querschnittsform des Trägers sichern. Solche Aussteifungen werden wir später kennen lernen.

B. Die Zugfestigkeit.

Da die Zugfestigkeit nur von der Querschnittsgröße der widerstandsfähigen Bestandteile der Konstruktion abhängt, so ist die Anordnung der letzteren, theoretisch genommen, gleichgültig. Dabei werden aber ganz gleichmäßig wirkende Zugkräfte vorausgesetzt, und diese Voraussetzung wird um so schwerer zu erfüllen sein, je größer die Querschnittsfläche ist, auf der sich die widerstandsfähigen Elemente zerstreuen. Es ist unschwer einzusehen, daß bei einer solchen Anordnung sehr leicht ungleichmäßige Spannungen eintreten können, die unter Umständen zu einem Zerreißen einzelner Stränge führen, wodurch dann die Widerstandsfähigkeit der ganzen Konstruktion Schaden leidet. Je dichter aber die isolierten zugfesten Elemente beisammen stehen, desto gleichmäßiger wird ihre Inanspruchnahme sein, und die Vereinigung derselben zu einer einzigen kompakten, soliden Masse repräsentiert demnach die vorteilhafteste Anordnung der widerstandsfähigen Elemente in zugfesten Konstruktionen.

C. Die Druckfestigkeit.

1. Festigkeit gegen longitudinalen Druck (Säulenfestigkeit). Wenn ein prismatischer oder zylindrischer Körper, dessen Längsachse bedeutend größer ist als sein Querdurchmesser, vertikal aufgestellt, am unteren Ende befestigt und am oberen Ende derart belastet wird, daß die Belastung in der Richtung der Längsachse wirksam ist, dann wird dieser Körper auf rückwirkende oder Säulenfestigkeit in Anspruch genommen. Die Mittellinie des Körpers kann aber nur dann ihre gerade Richtung behaupten, wenn die Belastung genau in der Richtung der Achse wirkt. Sie wird unter dieser Voraussetzung in den einzelnen Punkten des Körpers gleiche Zusammendrückungen hervorrufen, die sich für jeden Querschnitt zu einer Gesamtpressung zusammensetzen. Die vorhin erwähnte Voraussetzung ist nun in der Natur kaum jemals realisiert. Durch irgendeinen Umstand, sei es ein seitlicher Druck oder eine ungleiche Beschaffenheit des Körpers usw., findet leicht eine Biegung der Körpermasse statt, die durch die Last sofort vergrößert wird. Eine Säule muß also biegungsfest gebaut sein, und es gelten somit für die Anordnung ihrer Konstruktionsteile dieselben mechanischen Bauprinzipien, die bereits oben besprochen wurden, als von der Herstellung der Biegungsfestigkeit die Rede war.

2. Festigkeit gegen radialen Druck. Wenn ein zylindrischer Körper einem radialen Druck ausgesetzt ist, dem er widerstehen soll, dann müssen offenbar seine widerstandsfähigen Elemente einen festen peripherischen Mantel bilden, um den Körper vor dem Zerdrücktwerden zu schützen. Wie wir später sehen werden, bedürfen unterirdische oder im Wasser lebende Pflanzenteile eines solchen Schutzes gegen den radial wirkenden Erd- oder Wasserdruck. Der gegen radialen Druck konstruierte Hohlzylinder darf übrigens mit dem Hohl-

zylinder der biegungsfesten Konstruktion nicht verwechselt werden. Diesen letzteren kann man sich (vom rein mechanischen Standpunkt aus) durch seitliche Verschmelzung ursprünglich isolierter Gurtungen entstanden denken; nicht so aber den gegen radialen Druck konstruierten Hohlzylinder, welcher durch einen Kreis isolierter Gurtungen selbstverständlich nicht ersetzt werden kann.

IV. Die Anordnung der mechanischen Gewebe.

Die spezielle Betrachtung des mechanischen Systems in den verschiedenen Pflanzenorganen, vor allem den Stengeln und Stämmen, den Blättern und Wurzeln, wird uns nunmehr in klarer Weise zeigen, daß die Anordnung der mechanischen Gewebe genau jenen Bauprinzipien entspricht, von denen im vorigen Kapitel die Rede war. Diese Übereinstimmung ist in der Tat eine überraschende; wir begegnen hier den auffallendsten, in ihrer Zweckmäßigkeit einleuchtendsten Anpassungen, weil auf keinem Gebiete der physiologischen Funktion die physikalischen Grundlagen, woraufhin die Anpassung erfolgt ist, in gleicher Weise sichergestellt und über jeden Zweifel erhaben sind.

Bevor wir nun zur Detailbetrachtung des mechanischen Systems übergehen, mögen hier vorerst einige allgemein-anatomische Bemerkungen über Bau und Anordnung der mechanischen Gewebe Platz finden.

Die spezifisch-mechanischen Elemente, Bast- und Kollenchymzellen, vereinigen sich fast immer zu Gewebemassen, die ebenso wie das einzelne Element nach einer Richtung hin von besonderer Ausdehnung sind und demnach die Form von Strängen oder Bündeln annehmen. Diese durchziehen die zu festigenden Organe in solcher Anordnung, daß die ausschließliche Herrschaft des mechanischen Prinzips fast immer klar hervortritt. Natürlich stellen sich dabei gewisse Beziehungen der mechanischen Stränge zu den übrigen anatomisch-physiologischen Gewebesystemen heraus, die nicht außer acht zu lassen sind, wenn man Bau und Anordnung des mechanischen Systems vollkommen bis ins Detail verstehen will. Wir werden auf diese Beziehungen später nochmals zurückkommen. Doch muß schon an dieser Stelle auf die so häufige Vereintläufigkeit der Baststränge und Leitbündel hingewiesen werden, welche durch lange Zeit die Entdeckung des wahren Sachverhaltes verhindert hat. Indem sich das Bastbündel dem stoffleitenden Gewebestrang oft dicht anlegt, bildet es mit diesem gewissermaßen eine morphologische Einheit, die man auch heute noch als Fibrovasalstrang zu bezeichnen pflegt. Auf seinem Querschnitt erscheint der Bast als halbmond- oder sichelförmiger Beleg des Leitbündels, der einfach oder doppelt sein kann, oder er umschließt das Bündel ringsum in Form einer festen Scheide. Erst Schwendener hat den Nachweis geliefert, daß in einem solchen Fibrovasalstrange der Bast nicht etwa einem »morphologischen Gesetze« zufolge, sondern nur aus physiologischen Zweckmäßigkeitsgründen der Begleiter des Leitbündels ist. Dieses letztere besteht z. T. aus sehr zartem Gewebe, es bedarf des Schutzes von seiten eines festen, derben Gewebes und lehnt sich deshalb mit Vorliebe an die mechanischen Baststränge an. Ein im Querschnitt sichelförmiger Bastbeleg wirkt wie eine feste Schiene, in der das zarte Gewebe des Leitbündels wohl geborgen ist.

Andererseits erweisen sich die Leitbündel, ihrer Strangnatur zufolge, als dasjenige Gewebe, welches in vielen Fällen, namentlich bei kleineren Trägern, als die zweckentsprechendste Füllungsmasse zwischen den aus Bast bestehenden Gurtungen fungiert, und so ergibt sich daraus ein weiterer Grund, der die Vereintläufigkeit von Bast- und Leitbündelgewebe als vorteilhaft erscheinen läßt. »Mit Rücksicht auf diese so häufige Lagerung der Leitbündel zwischen den Gurtungen der Träger oder im Innern eines kontinuierlichen Bastringes oder endlich im Libriformring der Dikotylen, wo dieselben gleichsam die Lücken und Spalten im mechanischen Gerüste ausfüllen«, — hat Schwendener die Leit- oder Gefäßbündel (oder bastlosen Fibrovasalstränge) als Mestom (d. i. Füllgewebe) bezeichnet, und wir wollen im nachstehenden von dieser Bezeichnung überall dort Gebrauch machen, wo wir die Leitbündel in ihren Beziehungen zum mechanischen System zu schildern haben.

A. Herstellung der Biegungsfestigkeit.

Die Mehrzahl der oberirdischen Organe der Pflanzen wird auf Biegungsfestigkeit beansprucht. In zylindrischen Organen, wie Grashalmen, Blütenschäften usw., kann die biegende Kraft in allen zur Längsachse rechtwinkeligen Richtungen wirksam sein; zur Herstellung der erforderlichen Biegungsfestigkeit sind hier demnach jene kombinierten Trägerformen notwendig, von denen im vorigen Kapitel die Rede war. Demzufolge wird die Anordnung der Bast- und Kollenchymstränge auf dem Querschnitte des Organs im allgemeinen eine peripherisch-kreisförmige sein. Die Tendenz nach peripherischer Lagerung des mechanischen Systems wird um so deutlicher zum Ausdruck gelangen, je weniger die Herrschaft des mechanischen Prinzips durch andere physiologische Funktionen beeinträchtigt wird.

Flächenförmig ausgebreitete Organe, wie die Laubblätter, werden vorzugsweise in der Richtung senkrecht zur Flächenausdehnung gebogen, und in dieser Richtung muß also die Festigkeit gesteigert werden. Es geschieht dies durch reihenförmige Nebeneinanderlagerung der einzelnen Träger.

Hinsichtlich der Detailausführung dieser mechanischen Konstruktionen herrscht nun, wie Schwendener gezeigt hat, eine überaus große Mannigfaltigkeit, namentlich bei den Monokotylen. Um eine Übersicht über diese Mannigfaltigkeit zu gewinnen, hat Schwendener die verschiedenen Konstruktionstypen systematisch zusammengestellt und höheren Einheiten, die er als Systeme bezeichnet, untergeordnet. Es kann nicht Aufgabe dieser Darstellung sein, sämtliche 28 Typen der biegungsfesten Organe bei den Monokotylen, die Schwendener aufgestellt und durch zahlreiche Beispiele in lehrreicher Weise erläutert hat, dem Leser vorzuführen. Wir wollen uns vielmehr nur durch genaue Betrachtung einiger ausgewählter und charakteristischer Objekte von der Richtigkeit der Anschauungen Schwendeners überzeugen. Aus Zweckmäßigkeitsgründen machen wir hier in der Auswahl der Beispiele zwischen Monokotylen und Dikotylen keinen Unterschied. Ebenso ist es für uns jetzt gleichgültig, ob das mechanische Gewebe, dessen Anordnung wir studieren, aus Bast-, Libriform- oder Kollenchymzellen besteht.

1. Zylindrische Organe.

Unter zylindrischen Organen verstehen wir hier mit Schwendener ganz allgemein solche, welche nach allen Richtungen rechtwinkelig zur Längenausdehnung in Anspruch genommen werden. Es ist dabei gleichgültig, ob sie auch im geometrischen Sinne zylindrisch oder ob sie kantig sind.

a) System der subepidermalen Rippen.

Die beiden Typen dieses Systems sind bezüglich des Bastes in den Blütenschäften und Blattstielen verschiedener Aroideengenera, bezüglich des Kollenchyms in den Blattstielen verschiedener Umbelliferen und in den Stengeln der Labiaten ausgebildet. Die mechanischen Stränge treten entweder in einfacher zickzackförmiger oder in doppelter Ringlage auf. Die nebenstehende Fig. 55 *B* zeigt die Anordnung der verschieden starken, mit Mestomsträngen kombinierten Bastbündel im Blattstiele von Colocasia antiquorum. Bei den Labiaten (Fig. 55 *A*) besitzt der 4kantige Stengel zwei kreuzweise kombinierte Kollenchymträger und repräsentiert so die einfachste Konstruktionsform des mechanischen Systems in einem zylindrisch-biegungsfesten Organe.

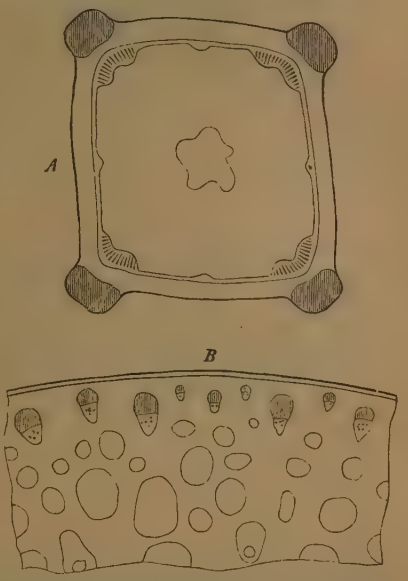


Fig. 55. *A* schematischer Querschnitt durch ein Stengelinternodium von Lamium album; in den vier Kanten verlaufen Kollenchymgurtungen, welche zwei kreuzweise kombinierte Träger bilden. V. 12. *B* Teil des Querschnittes aus einem Blattstiel von Colocasia antiquorum (nach Schwendener); die Bastbündel werden von Mestombündeln begleitet. V. 30. (In dieser wie in den nachfolgenden schematischen Figuren, das mechanische System betreffend, sind die Querschnitte der Bast- und Kollenchymstränge schraffiert dargestellt.)

Im Anschluß hieran sind auch die in einer Ringlage auftretenden Bastbündel in den einjährigen Zweigen verschiedener dikotyler Holzgewächse (Acer campestre, Fagus, Betula, Paulownia, Cornus sanguinea, Nerium Oleander usw.) zu erwähnen, die das primäre mechanische System der Zweige bilden und später nach Beginn der Holzbildung und genügender Erstarkung durch Korkbildung abgeworfen werden.

b) System der zusammengesetzten peripheren Träger.

Dieses System ist vorzugsweise bei verschiedenen Cyperaceen und Juncagineen ausgebildet. Seine 6 Typen repräsentieren eine große Mannigfaltigkeit von Konstruktionsformen, von denen hier nur drei beschrieben werden sollen.

Im hohlen Schafte von Trichophorum germanicum treten 5, 6 oder auch mehr I-förmige Träger in regelmäßigen Abständen voneinander auf und bilden eine subepidermale Ringlage. Die äußeren Gurtungen lehnen sich an die Epidermis an, die inneren umschließen halbkreisförmig das die Füllung bildende Mestombündel (Fig. 56 *A*). Zwischen diesen großen Hauptträgern befindet sich je ein kleinerer Träger, der aber mehr nach innen gelegen ist. — Bei Cyperus vegetus begegnen wir einer ähnlichen Anordnung des mechanischen Systems. Auch hier treten im Schafte subepidermale I-förmige Träger auf, die eine ziemlich regelmäßige Ringlage bilden; allein die beiden Gurtungen eines Trägers sind so weit voneinander entfernt, daß das Mestombündel als Füllung nicht mehr ausreichend ist; es

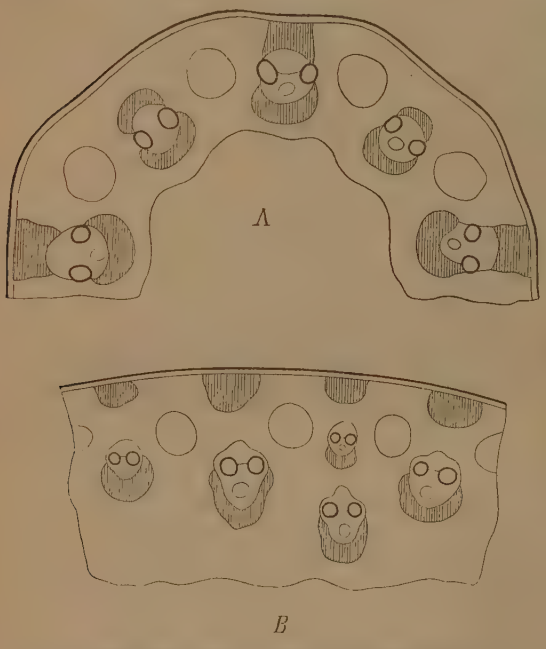


Fig. 56. Subepidermale Träger. *A* Hälfte des Querschnittes durch den Halm von Trichophorum germanicum; die Füllungen zwischen den (schraffierten) Bastgurtungen bestehen bloß aus Mestombündeln. V. 100. *B* Teil des Querschnittes durch den Halm von Cyperus vegetus; die Füllungen der Träger bestehen aus Mestombündeln, an die sich die inneren Bastgurtungen sichelförmig anlegen, und aus Parenchym (zwischen den Mestombündeln und den subepidermalen Gurtungen). V. 66.

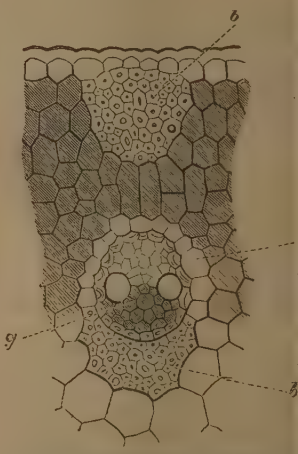


Fig. 57. Subepidermaler Träger im Schaft von Cyperus vegetus. *b* äußere, b_1 innere Bastgurtung. *g* Mestombündel. *s* Parenchymscheide.

müssen deshalb zwischen die äußere Gurtung und das an die innere Gurtung sich anlegende Mestombündel noch Parenchymzellen eingeschaltet werden, welche die Füllung zu vervollständigen haben. Hierzu werden chlorophyllführende Parenchymzellen in jener Ausbildung verwendet, die für die spezifischen Assimilationszellen charakteristisch ist, nämlich Palisadenzellen. Der ganze Träger hat also den in Fig. 57 dargestellten Bau.

Ein viel komplizierterer, eleganter Typus tritt uns in den Halmen von Juncus glaucus entgegen. Auch hier haben wir eine Ringlage von regelmäßig angeordneten Hauptträgern vor uns, deren äußere Gurtungen (Fig. 58 *A*) aus

starken Bastrippen bestehen, während die inneren Gurtungen von den sichelförmigen Bastbelegen gebildet werden, welche die im gleichen Radius liegenden großen Mestombündel begleiten (Fig. 58 *A*). Zwischen diesen beiden Gurtungen liegt von innen nach außen zunächst das große Mestombündel, dann folgt ein kleiner äußerer Bastbeleg, dann dünnwandiges Parenchym, ein großer Luftkanal und schließlich wieder Parenchymgewebe. An dieser »Füllung« befremdet uns zweierlei: vor allem der Luftgang, der trotz des lockeren Filzgewebes, welches ihn ausfüllt, die radiale Verbindung der beiden Gurtungen aufhebt. Schon im vorigen Kapitel haben wir aber gehört, daß, wenn ein

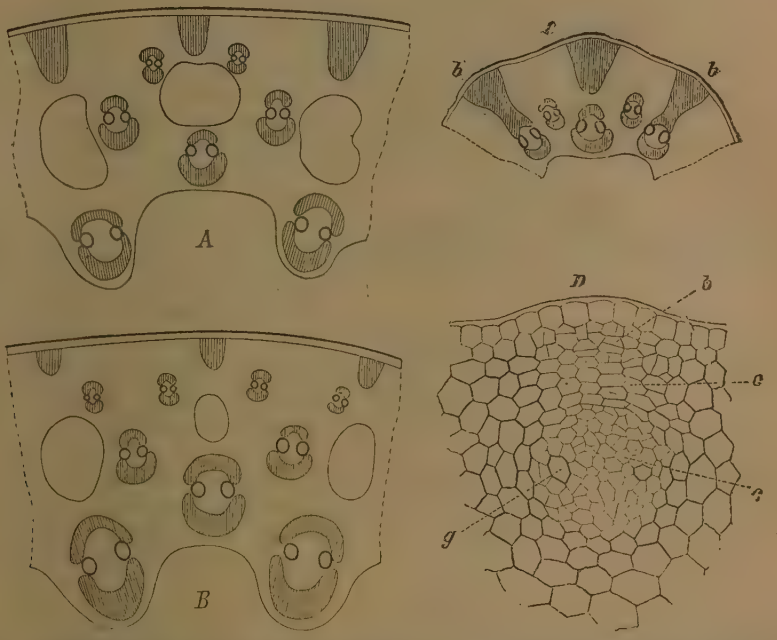


Fig. 58. Mechanisches System des Halmes von Juncus glaucus. *A* Teil eines Querschnittes durch den oberirdischen, *B* desgleichen durch den unterirdischen Teil des Halmes. *C* Teil eines Querschnittes durch den Halm 1,5 cm unter seiner Spitze; bei *b* sind die Bastrippen mit den äußeren Bastbelegen der opponierten Gefäßbündel verschmolzen. *D* Entstehung eines I-förmigen Trägers aus einem gemeinschaftlich angelegten Procambiumbündel; *b* Bastcambium, *c* Mestomcambium, *g* primordiales Gefäß, *e* der zu Parenchym werdende Teil des Procambiumbündels.

hinreichend starker tangentialer Verband zwischen den Gurtungen der einzelnen Träger und Trägergruppen hergestellt wird, auf die radiale Füllung verzichtet werden kann. Man muß daher zugeben, daß die Lagerung der großen Luftkanäle nicht nur nicht irrationell ist, sondern daß letztere im Gegenteil einen solchen Platz einnehmen, auf dem sie, wie wir gleich sehen werden, das Gefüge des mechanischen Systems am wenigsten stören. — Noch eine zweite Eigentümlichkeit erscheint uns auffällig: die kleine Bastsichel auf der Außenseite des Mestombündels. Warum werden die zur Herstellung dieser Bastsichel erforderlichen Baustoffe nicht zweckentsprechender zur Unterstützung der inneren

Gurtung verwendet? So wäre man geneigt zu fragen, wenn man nicht an die lokal-mechanische Bedeutung gewisser Baststränge denken müßte, welche diesmal in dem Schutze des zarten, eiweißleitenden Bestandteiles des Mestombündels besteht.

Zwischen den einzelnen Hauptträgern, welche einander in relativ großen Abständen folgen, befinden sich in symmetrischer Anordnung kleinere Träger, deren Füllungen bloß von Mestombündeln gebildet werden. Sie gruppieren sich »in eine förmliche Phalanx von 4—6 Gliedern« und haben die Festigkeit der zwischen den Hauptträgern befindlichen, verhältnismäßig breiten Wandstücke herzustellen.

c) System der subcorticalen Fibrovasalstränge.

In diesem System werden die Bastbündel von der Epidermis durch parenchymatisches Gewebe abgedrängt und mehr nach innen geschoben. Nichtsdestoweniger ist die Anordnung der mechanischen Gewebestränge eine ausgeprägt peripherische. Gegenüber den übersichtlichen, mehr durch rationelle Konstruktion als durch massige Entwickelung des Bastes ausgezeichneten Typen des vorigen Systems fällt das jetzt zu besprechende durch die mächtige Ausbildung der Bastmassen auf, die lediglich schon durch peripherische Lagerung eine vollkommen genügende Biegungsfestigkeit des Organs erzielen. Hierher gehören die Halme der Bambusen und die Stämme und Infloreszenzachsen der Palmen. Die Bastbelege der Mestombündel, die bei den Palmen sehr häufig zu unregelmäßigen Bändern verschmelzen (Fig. 59), bilden in ihrer Gesamtheit einen Hohlzylinder, dessen Wanddicke nur einen verhältnismäßig kleinen Bruchteil des ganzen Durchmessers darstellt. Die tiefer im Stamme liegenden Mestombündel sind mit viel schwächeren Bastsicheln versehen, die für die Biegungsfestigkeit des ganzen Stammes bedeutungslos sind und ausschließlich lokal-mechanischen Zwecken dienen. Dagegen dürften die außerhalb der Hauptmasse des Stereoms in der Rinde verlaufenden Bastbündel das Zerreißen und Abschieben der Rinde beim Biegen des Stammes zu verhüten haben.

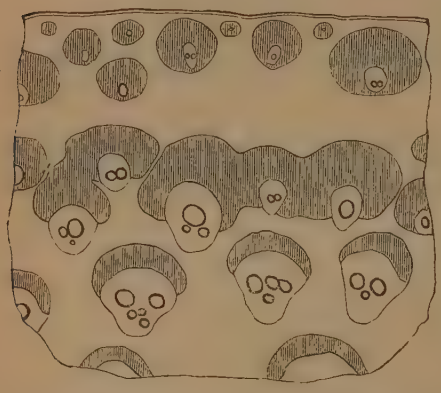


Fig. 59. Peripherer Teil des Querschnittes durch einen Zweig des Fruchtstandes von Phoenix dactylifera. Den kleineren peripheren Bastbündeln sind in exzentrischer Lage Mestombündel eingebettet. Die subcorticalen Mestombündel besitzen auf ihrer Außenseite starke Bastbekleidungen, welche stellenweise tangential verschmelzen: je zentraler die Mestombündel gelagert sind, desto schwächer werden die Bastbelege.

Als ein eigenartiger Typus dieses Systems sind die von Potonié[8]) beschriebenen »Wellenblechkonstruktionen« in den Stämmen tropischer Baumfarne aus der Familie der Cyatheaceen (Cyathea, Alsophila) hervorzuheben. Die von starken Stereomscheiden umhüllten Mestombündel sind von bandartiger Gestalt. Die Bänder sind auf dem Querschnitt wellig verbogen, und zwar gewöhnlich

in der Weise, daß jeder Bandquerschnitt die Gestalt eines V besitzt, dessen Schenkel der Peripherie des Stammes zugekehrt sind. Da der Widerstand, den eine wellenförmig gebogene Fläche von einer gewissen Wanddicke einer biegenden Kraft entgegensetzt, bedeutend größer ist, als der Widerstand eines plattenförmigen Körpers von gleicher Querschnittsgröße, so leuchtet die Zweckmäßigkeit dieser Konstruktion, die auch in der Technik häufig verwendet wird, ohne weiteres ein.

d) System des einfachen Hohlzylinders mit eingebetteten oder angelehnten Mestomsträngen.

Dieses System darf seiner großen Verbreitung halber als das bei den Monokotylen herrschende bezeichnet werden. Es ist namentlich in den Familien der Liliaceen, Iriden, Orchideen, Dioscoreen u. a. vertreten; auch viele Dikotylengenera gehören hierher und vermitteln so hinsichtlich des Skelettbaues den Anschluß an die Monokotylen. Ich nenne hier nur beispielsweise die Gattungen Saxifraga, Aristolochia, Phytolacca, Plantago, Armeria, Lonicera, Geum, Papaver und die Familien der Caryophylleen, Primulaceen, Geraniaceen, Cucurbitaceen und Chenopodiaceen.

Dem Bastringe der Monokotylen sind die Mestombündel entweder innen oder außen angelehnt, oder auch vollständig eingebettet. Bei den Dikotylen gibt es mancherlei Übergänge zwischen dem außerhalb und dem innerhalb des Cambiumringes gelegenen mechanischen Hohlzylinder. Der erstere wird als Bastring, der letztere dagegen als Libriformring bezeichnet, eine Unterscheidung, die, wie schon früher erwähnt worden ist, bloß auf topographischer Grundlage beruht. Eine interessante Übergangsbildung dieser Art ist der

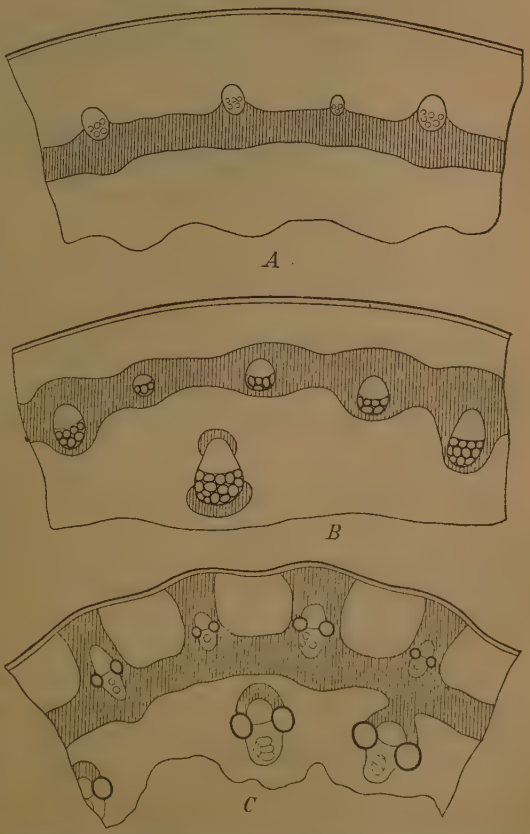


Fig. 60. Bastringe von Monokotylen. *A* subcorticaler Bastring von Allium odorum mit außen angelehnten Gefäßbündeln. *B* subcorticaler Bastring von Convallaria verticillata mit eingebetteten Gefäßbündeln. *C* subcorticaler Bastring des Halmes von Molinia coerulea, verstärkt durch subepidermale Bastrippen.

Stereomring im Stengel von Astrantia major, dem die Leptomteile der im Kreise angeordneten Gefäßbündel eingebettet, die Hadromteile dagegen innenseitig angelehnt sind. Leptom und Hadrom sind so durch Streifen aus mechanischem Gewebe voneinander getrennt (Fig. 61). Als Beispiele eines typischen intracambialen Libriformringes können die Stengel von Tropaeolum majus, Impatiens nolitangere, Centranthus ruber, Sedum reflexum u. a. dienen.

Wenn man sich auch vom mechanischen Standpunkt aus den Bastring (bzw. Libriformring) aus der seitlichen Verschmelzung zahlreicher, im Kreis gestellter Bastgurtungen hervorgegangen denken kann, so würde man doch entschieden fehlgehen, wenn man den Bastring auch vom entwickelungsgeschichtlichen Standpunkt aus als das Produkt einer solchen Verschmelzung ansehen wollte. Weder in der Entwickelungsgeschichte des einzelnen Individuums, noch im Laufe der phylogenetischen Entwickelung der betreffenden Pflanzenform ist der Bastring auf solche Weise entstanden. Er ist, wie Schwendener sagt,

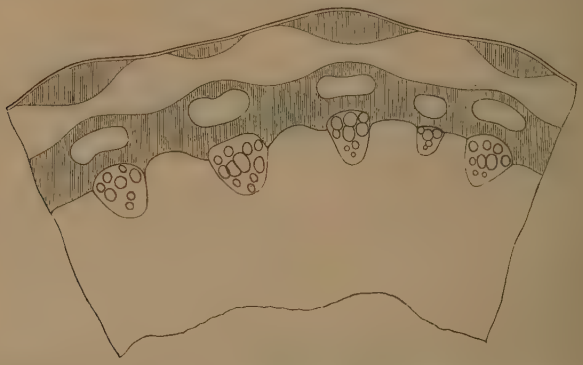


Fig. 61. Mechanischer Ring des Stengels von Astrantia major mit eingelagerten Leptom- und angelagerten Hadromsträngen. Unter der Epidermis Kollenchymstränge.

»ein Gebilde für sich, in Form und Lage nur wenig beeinflußt von anderen Geweben; der unzweideutige Vertreter des mechanischen Prinzips. Die peripherischen Gefäßbündel richten sich nach ihm, nicht umgekehrt; sie finden an ihm einen festen Halt oder eine schützende Hülle, indem sie sich bald von außen und bald von innen an denselben anlehnen oder im Innern des Ringes einbetten« (Fig. 60 *A* und *B*).

Von der Oberfläche des Organs entfernt sich der Bastring gewöhnlich nur um $\frac{1}{20}$ bis $\frac{1}{50}$ des Durchmessers. Gegen die Rinde zu ist er fast immer scharf differenziert und zeigt stark verdickte Zellwandungen. Auf der Innenseite geht er dagegen häufig allmählich in das Markgewebe über; die Zellen werden im Querschnitt größer, dünnwandiger, auf Längsschnitten kürzer, die Querwände nehmen mehr und mehr die Normalstellung ein.

Die hohlzylindrische Anordnung der mechanisch wirksamen Elemente stellt die einfachste und deshalb auch primärste Anordnung des Skelettsystems in biegungsfesten Organen vor. Man sieht dies sehr deutlich bei Betrachtung der Festigkeitseinrichtungen niederer Pflanzenformen, der Moose und Thallophyten.

In den aufrechten Stämmchen und Fruchtstielen der Laubmoose bilden die mechanischen Zellen einen ausgeprägten subepidermalen Hohlzylinder, der nach innen zu meist allmählich in das Leitparenchym übergeht, zuweilen aber (Stämmchen von Meesia longiseta) sehr scharf gegen dieses abgegrenzt ist.

e) System des peripheren Hohlzylinders mit Anschluß der Rippen an die Epidermis.

Bei den Gräsern, deren Halme gleichfalls Bastringe besitzen, sind die letzteren durch subepidermale Bastrippen verstärkt, die sich in mehr oder weniger regelmäßigen Abständen an die Außenseite des Ringes anlegen. Es ist einleuchtend, daß eine solche Konstruktion von besonderer Widerstandsfähigkeit ist, weshalb sie auch in der Architektur und im Maschinenbau eine sehr häufige Anwendung findet. Die Mestombündel lehnen sich hauptsächlich an die Innenseite des Bastringes an, treten aber auch häufig im »Markgewebe« isoliert auf. An der Grenze zwischen Ring und Rippe ist dem Bastgewebe gewöhnlich eines von den kleineren peripherischen Mestombündeln eingelagert. Fig. 60 *C* stellt einen solchen typischen Gramineenbastring mit starken Rippen dar.

2. Bilaterale Organe.

Vor allem sind hier die Laubblätter zu nennen; entsprechend der Art der Inanspruchnahme dieser Organe auf Biegungsfestigkeit sind ihre Träger sämtlich von gleicher Orientierung: die Trägerebene steht senkrecht zur Oberfläche des Blattes. Nach ihrem Verhältnisse zur Epidermis unterscheidet Schwendener subepidermale, innere und gemischte Träger, welche zugleich die drei Systeme des mechanischen Systems in bilateralen Organen charakterisieren.

Im einfachsten Falle treten subepidermale I-förmige Träger auf, welche die obere und untere Blattseite miteinander verbinden. Hierher gehören die Blätter vieler Gramineen und Cyperaceen, von Typha, Cordyline, Phormium (Fig. 62 *A*), Pandanus, Musa usw. Die Gurtungen sind beiderseits annähernd gleich stark und auch von ähnlichen Querschnittsformen. Als Füllungen fungieren entweder Mestombündel, oder diese in Kombination mit Parenchymzellen.

Eine höhere Stufe der Anpassung repräsentieren jene Blätter und Blattmittelrippen, welche eine auf Ober- oder Unterseite ungleiche Ausbildung des mechanischen Systems zeigen: der Ausdruck einer verschiedenartigen Inanspruchnahme der Festigkeit. Bei allen bandartigen, überhängenden Blättern werden die Oberseiten hauptsächlich auf Zug, die Unterseiten auf Druck in Anspruch genommen. Auf der Zugseite sind demnach zur Herstellung gleichmäßiger Spannungen breite subepidermale Bastbänder am Platze, auf der Druckseite dagegen gewöhnliche Träger. Diese Ausbildung des mechanischen Systems in bilateralen Organen zeigen z. B. die Blattmittelrippen von Erianthus, Saccharum, Zea (Fig. 62 *C*), Gynerium usw. Hierher gehören auch die Blätter verschiedener Carexarten, die rinnig gefaltet sind, so daß längs der beiden Ränder die Inanspruchnahme des Blattes auf Zugfestigkeit am größten ist. Die Ränder sind denn auch mit je einem Bastbande versehen.

Das System der »inneren Träger«, wobei die beiderseitigen Bastbelege der Gefäßbündel durch Assimilationsgewebe von der Epidermis getrennt sind, kommt

in den Blättern verschiedener Alliumarten, Tritonia, Aspidistria u. a., zur Ausbildung.

»Gemischte Träger« sind in den Blattspreiten verschiedener Palmen vorhanden. Die in der Mitte des Mesophylls verlaufenden größeren Gefäßbündel sind mit beiderseitigen Bastbelegen versehen; diese »Fibrovasalstränge« repräsentieren die inneren Träger, deren Stellung in der Mitte zwischen Ober- und Unterseite der Blätter anscheinend eine mechanisch unvorteilhafte ist. In manchen Fällen (Livistona chinensis, Chamaerops excelsa) sind diese Bastbelege der Mestombündel allerdings so schwach, daß sie in erster Linie augenscheinlich einem lokalmechanischen Zwecke, nämlich zum Schutze der stoffleitenden Stränge dienen. In anderen Fällen dagegen (z. B. Phönix dactylifera, Sabal Adansoni) sind die beiden Gurtungen so stark entwickelt, daß sie unzweifelhaft zur Herstellung der Gesamtfestigkeit bestimmt sind. Neben diesen inneren Trägern ist noch eine große Anzahl von subepidermalen Bastbündeln vorhanden, die verhältnismäßig sehr stark sind. Bei der Dattelpalme treten sie auf der Ober- und Unterseite des Blattes in ungefähr gleich starker Ausbildung auf, allein in unregelmäßigen Abständen, so daß nur selten zwei Bündel opponiert sind und sich zu einem Träger kombinieren. Genau dieselbe Anordnung der beiderseitigen Bastbündel habe ich noch bei verschiedenen anderen Palmen (Livistona chinensis, Sabal Adansoni, Chamaerops excelsa) beobachtet.

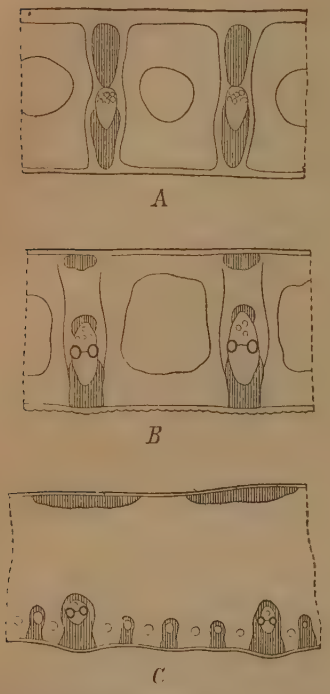


Fig. 62. Trägerquerschnitte aus monokotylen Laubblättern. *A* Phormium tenax. Obere und untere Gurtung nahezu gleich stark, Füllung Mestom. *B* Carex silvatica. Obere Gurtung schwächer, mehr bandförmig; untere Gurtung stärker; Füllung Mestom (mit Bastsicheln auf der Hadromseite) und farbloses Parenchym. *C* Zea Mais, Blattmittelrippe. Die oberen Gurtungen sind als Zugbänder ausgebildet; den unteren Druckgurtungen sind Mestombündel eingelagert.

Die anscheinend so wenig rationelle Anordnung der mechanischen Stränge in den Blättern vieler Palmen wird erst verständlich, wenn man das Verhalten einer vom Sturme gepeitschten Palme in der Natur beobachtet hat. Während der biegungsfest gebaute Stamm sich auffallend steif erweist und, fast ohne gebogen zu werden, hin und her schwankt, flattern die Blätter und Blattfiedern unter den stärksten Krümmungen hin und her, schnellen elastisch zurück und nehmen schließlich ohne bleibende Formveränderungen ihre ursprüngliche Ruhelage wieder ein. Die Blätter sind also nicht in dem Sinne biegungsfest gebaut, wie der Stamm, weil bei der großen Angriffsfläche, die dem Winde vom Blatt geboten wird, die Erzielung einer biegungsfesten und dabei entsprechend steifen Konstruktion mit einem viel zu großen Materialaufwand verknüpft wäre. Sie

sind zwar fest gebaut, dabei aber sehr biegsam und geschmeidig, und dem entspricht es nun, wie bereits Stahl[9]) bemerkt hat; daß die mechanischen Stränge von der Peripherie des Blattquerschnittes hinweg gegen die Mitte rücken; mit dieser zentralen Lage wird noch ein weiterer Vorteil erreicht, nämlich eine erhöhte Zugfestigkeit der vom Winde gepeitschten Blattfiedern.

Zu den bilateralen bzw. dorsiventralen Organen, die stets nur in einer Ebene auf Biegungsfestigkeit in Anspruch genommen werden, gehören, wie G. Worgitzky[10]) gezeigt hat, auch die schraubenfederartig gekrümmten Teile vieler Ranken, die eine feste und dabei doch elastisch federnde Verbindung der Kletterpflanze mit der Stütze herstellen. Ein auf die ganze Ranke ausgeübter Zug beansprucht ihre gerade gestreckten Partien natürlich nur auf Zugfestigkeit; im federförmig eingerollten Rankenteile dagegen wird dieser Zug in zwei Komponenten zerlegt, in eine biegende und eine tordierende. Beim Auseinanderzerren der Windungen wird jedes kürzeste Stück der gekrümmten Rankenteile nach außen gebogen, wobei die konkave Seite auf Zug, die konvexe auf Druck beansprucht wird. Diese Biegung findet stets in derselben Ebene und auch in derselben Richtung statt. Dementsprechend wird zur Herstellung einer Zuggurtung auf der konkaven Seite des eingerollten Rankenteiles eine reichliche Ausbildung mechanischer Elemente notwendig sein, während zur Druckgurtung auf der konvexen Seite unter Umständen schon turgeszentes Parenchym genügt. Bei Cyclanthera explodens z. B. erscheint die Zuggurtung in Form eines breiten, an seinen Rändern etwas umgeschlagenen Bastbandes, an das sich innenseitig drei Leitbündel anlegen (Fig. 69). Ihm gegenüber liegen auf der konvexen Seite rechts und links zwei kleinere Leitbündel mit starken Bastbelegen. Sie bilden die Druckgurtung der ganzen Konstruktion, die bei den Cucurbitaceen bereits der Anlage nach eine dorsiventrale ist. Bei ursprünglich radialem Bau der Ranke (Passiflora- und Bignoniaarten) kommt die Dorsiventralität dadurch zustande, daß in dem federartig gekrümmten Rankenteile der sekundäre Holzring auf der konkaven Seite ansehnlich dicker wird, als auf der konvexen.

3. Die mechanischen Einrichtungen zur Erhaltung der Querschnittsform.

Wird ein zylindrisches Organ gebogen, so hat sein kreisförmiger Querschnitt die Neigung, elliptisch zu werden. Man kann sich davon beim Biegen eines Kautschukschlauches leicht überzeugen. Wenn man ein flächenförmig ausgebreitetes Organ, z. B. ein Laubblatt biegt, so suchen aus demselben Grunde die beiderseitigen Blattflächen ihren Abstand zu verringern. Mit jeder Krümmung eines Organs ist demnach eine gewisse Veränderung seiner Querschnittsform verbunden, die auf ein möglichst geringes Maß einzuschränken der Pflanze Bedürfnis ist. Solche Veränderungen sind nämlich aus einem doppelten Grunde entschieden schädlich. Durch eine veränderte Querschnittsform des Organes erleidet auch die gegenseitige Lage seiner mechanischen Konstruktionsteile entsprechende Veränderungen; nun ist es aber eine Voraussetzung für das verläßliche Funktionieren des mechanischen Systems, daß seine Bestandteile, die peripherischen Träger und Gurtungen, in ihrer gegenseitigen Lage fixiert seien.

Hierzu kommt dann noch der sehr ins Gewicht fallende Umstand, daß die Veränderung der Querschnittsform mit radialen Zerrungen und Pressungen verbunden ist, denen die verschiedenen Gewebe des Organs leicht in so hohem Grad ausgesetzt sein können, daß dadurch ihre Funktion beeinträchtigt, ihr Zusammenhang gelockert wird. Wie störend müssen z. B. derartige Pressungen die Funktion der stoffleitenden Gewebe beeinflussen. Wie leicht können stärkere Zerrungen den ohnehin so lockeren Bau des Assimilationssystems schädigen.

Besonders notwendig sind dementsprechende Aussteifungseinrichtungen in solchen Organen, welche von weiten Luftkanälen durchzogen werden. In diesem Sinne wirken die in den Luftgängen verschiedener Cyperaceen ausgespannten Zellfäden, die vorwiegend in der Querrichtung verlaufen und, sich häufig verzweigend, ein zartes Gebälke von ungemein zierlichem Aussehen bilden. Namentlich sind in dieser Hinsicht verschiedene Scirpusarten ausgezeichnet. — Die großen Luftgänge in den Stengeln von Papyrus antiquorum, Juncus glaucus, Scirpus lacustris und anderen Wasser- und Sumpfgewächsen sind zu gleichem Zwecke durch quergestellte Gewebeplatten, Diaphragmen, gefächert. Sie treten bei Juncus glaucus und Scirpus lacustris in Abständen von 5—10 mm auf und werden in den meisten Fällen von kleinen Gefäßbündeln, den Mestomanastomosen, durchzogen, welche auch ihrerseits als Verspannungen dienen, indem sie die längsverlaufenden Gefäßbündel untereinander verkoppeln.

Hierher gehören nach Mágócsy-Dietz[11]) auch die Markdiaphragmen verschiedener Holzgewächse, namentlich dann, wenn die Zellen mehr minder sklerotisch entwickelt sind (Liriodendron tulipifera). An älteren Zweigen tritt die mechanische Rolle der Diaphragmen zurück, ihre Bedeutung als Speichergewebe tritt in den Vordergrund.

4. Die mechanischen Einrichtungen für den interkalaren Aufbau.

Nur bei einer verhältnismäßig geringen Anzahl von Phanerogamen erfolgt das Längenwachstum der Stammorgane in der Weise, daß sich die Zellbildung und Zellstreckung bloß auf die Scheitelregion und die jüngsten Internodien beschränkt. Dieses einfache Aufsetzen neuer Konstruktionsteile auf einen hinlänglich erstarkten Unterbau, wie Schwendener einen solchen Wachstumsmodus charakterisiert, findet z. B. bei den Palmen, Dracaenen, Pandaneen, verschiedenen Liliaceen usw. statt. Weit häufiger dagegen erfolgt die Längenzunahme der Stammorgane durch interkalare Wachstumserscheinungen, welche besondere Anpassungen seitens des mechanischen Systems notwendig machen.

Bei den meisten Dikotylen und vielen Monokotylen besitzen die Stengelorgane ziemlich lange Wachstumszonen, die sich gewöhnlich über mehrere Internodien erstrecken und je nach der betreffenden Spezies eine Länge von ca. 2—50 cm besitzen. Diese im Wachstum begriffenen Stengelteile werden natürlich entsprechend biegungsfest gebaut sein müssen und sich deshalb von den ausgewachsenen Stammpartien bezüglich der Konstruktionsformen ihres mechanischen Systems nicht wesentlich unterscheiden. Der Unterschied wird sich vielmehr in der Qualität des zum Aufbau des Skeletts verwendeten Materials zeigen; aus Gründen, die bereits in einem früheren Kapitel aus-

führlich auseinandergesetzt wurden, wird der Bast durch das dehnsame, wachstumsfähige Kollenchym zu ersetzen sein. So stellt dieses Gewebe, das gewöhnlich in Form von subepidermalen Platten und Rippen auftritt, ein »vorläufiges Skelett« dar, ein Arbeitsgerüst, das bei verschiedenen Monokotylen (Tradescantia, Dioscorea, Tamus) und krautigen Dikotylen (Cucurbitaceen, Umbelliferen u. a.) auch späterhin das eigentliche Stereom während der ganzen einjährigen Vegetationsperiode unterstützt, bei den Holzgewächsen dagegen nach genügender Erstarkung des Zweiges durch Korkbildung gewöhnlich abgeworfen wird.

Eine wesentlich andere Art, interkalar wachsende Organe zu schützen, besteht in der Verdickung der Internodien in der Region des stärksten Wachstums. Bei Tradescantia erecta befindet sich diese Region an der Basis des betreffenden Internodiums, wo dementsprechend sein Durchmesser fast doppelt so groß ist, als oben. Umgekehrt verhält sich die Sache bei den Blütenschäften verschiedener Kompositen, deren obere Region die vorzugsweise interkalar wachsenden sind. Von Westermaier[12]) wurde darauf aufmerksam gemacht, daß die nach oben zunehmende Dicke dieser Schäfte offenbar als eine Anpassung an diese Art des interkalaren Wachstums aufzufassen sei. Die Verdickung ist manchmal eine sehr auffällige. Bei Arnoseris minima ist der Durchmesser des Blütenschaftes unmittelbar unter dem Köpfchen bisweilen sechsmal so groß als an der Basis des Schaftes. Die interkalare Streckungszone kann endlich auch in der Mitte der Internodien gelegen sein; dieser allerdings seltene Fall ist nach Westermaier bei Pilea oreophila gegeben; die Internodien sind dementsprechend in ihrer Mitte angeschwollen.

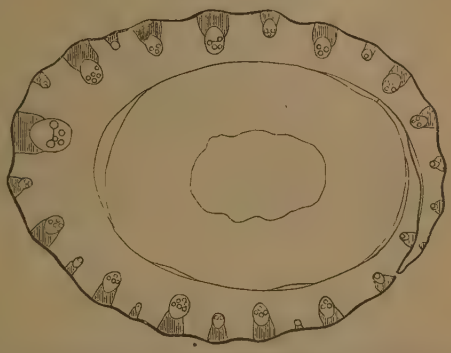


Fig. 63. Querschnitt durch die Blattscheide von Brachypodium silvaticum, 1/2 cm über dem Knoten. Subepidermale Bastbündel mit angelehnten Mestomsträngen.

Die vollkommensten Einrichtungen zum Schutze des interkalaren Längenwachstums finden sich an den Halmen der Gramineen und Cyperaceen. An der Basis jedes Halminternodiums befindet sich eine verhältnismäßig kurze Zone, in der die Gewebe im meristematischen Zustande verharren und einen interkalaren Vegetationspunkt vorstellen. Selbstverständlich ist diese Zone von weicher Beschaffenheit und mechanisch fast gar nicht widerstandsfähig. Soll demnach das Internodium an dieser Stelle nicht bei dem geringsten Windstoß abbrechen oder auch nur die Last des darüber befindlichen Halmstückes tragen, so muß es durch ein besonderes Organ entsprechend geschützt werden. Dies geschieht durch die Blattscheide, welche die ganze meristematische und wachstumsfähige Region des Internodiums vollständig umhüllt. Das mechanische System der Blattscheide hat also das noch unentwickelte Skelett des umhüllten Internodiumabschnittes zu ersetzen. Die ein Rohr bildende Scheide muß bie-

gungsfest gebaut sein, und zu diesem Behufe ist ihr mechanisches System nicht wie in einer bilateralen Blattspreite angeordnet, sondern wie in einem hohlen Stengelorgane. Die Bastrippen sind peripher gelagert und treten also in kräftiger Ausbildung unter der Epidermis der Außenseite auf, während die Innenseite entweder gar keine oder nur sehr schwach ausgebildete Bastgurtungen besitzt (Fig. 63). Dieser Fall zeigt wieder auf das deutlichste, daß die Anordnung der Bastbündel ausschließlich von mechanischen Prinzipien beherrscht wird.

Dieselbe Aufgabe, welche die Laubblattscheiden der Glumaceen besitzen, kommt jenem eigentümlichen Scheidenorgane zu, das bei der Gattung Armeria, von der köpfchenförmigen Infloreszenz nach abwärts reichend, den oberen Teil des Blütenschaftes röhrenförmig umhüllt. Wie Westermaier überzeugend darlegte, sprechen alle Verhältnisse dafür, daß diese Scheiden einen Stützapparat für den interkalaren Aufbau vorstellen.

B. Herstellung der Zugfestigkeit.

Alle Organe, die zur Befestigung der Pflanzen dienen, sei es nun im Erdreich oder an Felswänden, Baumstämmen, Zweigen usw., werden häufig auf Zugfestigkeit in Anspruch genommen. Vor allem gilt dies für die Wurzeln, welche »im ganzen genommen als Modelle zugfester Konstruktionen« gelten können. Wie früher auseinandergesetzt wurde, besteht die vorteilhafteste Anordnung des mechanischen Systems in zugfesten Organen in der Vereinigung der widerstandsfähigen Elemente zu einer einzigen kompakten tauförmigen Masse von zentraler Lage. Wir sehen demnach bei sämtlichen zugfest gebauten Wurzeln das mechanisch wirksame Gewebe samt den stoffleitenden Elementen einen axilen Strang bilden. Nach der Art der Verteilung des mechanischen Gewebes auf dem Querschnitte dieses Wurzelstranges lassen sich verschiedene Typen unterscheiden: 1. Im einfachsten Falle wird die Mitte des Stranges von einem axilen Stereombündel eingenommen, um das herum sich die Leptom- und Hadrombündel anordnen (Nebenwurzeln von Stachys silvatica, Mentha aquatica, Hedera Helix). 2. An das axile Stereombündel setzen sich Leisten von mechanischem Gewebe an, die die Leptom- und Hadromstränge voneinander trennen (Nebenwurzeln der meisten Gräser und Cyperaceen). 3. Das Stereom beschränkt sich auf diese mechanischen Gewebestreifen, die Mitte des ganzen Stranges wird von einem parenchymatischen Markzylinder eingenommen (Smilax), in welchem wieder zerstreute Bastbündel auftreten können (viele Palmenwurzeln). 4. Das Stereom tritt in Form von halbmondförmigen Bastbelegen an den Außenseiten der Leptomstränge auf (Pisum, Phaseolus u. a. Leguminosen).

In ähnlicher Weise wie bei den Wurzeln sind auch die Bastmassen jener Rhizome, die zur Befestigung der Pflanze im Boden beitragen, zu dickwandigen axilen Röhren oder sogar zu kompakten Strängen vereinigt; besonders auffallend zeigen die Rhizome der Gramineen, Cyperaceen und Juncaceen diese zentrale Anordnung ihres mechanischen Systems, so daß diese Organe den Wurzeln anatomisch-physiologisch näher treten, als den ihnen morphologisch gleichartigen oberirdischen Stammorganen (Fig. 64 *A*).

Dieser anatomische Gegensatz zwischen ober- und unterirdischen Pflanzenteilen, der auf der Biegungsfestigkeit der einen, auf der Zugfestigkeit der

anderen beruht, kann unter Umständen schon an einem und demselben Organe zum Ausdruck kommen. Auch in dieser Hinsicht sind verschiedene Cyperaceen und Juncaceen als ausgezeichnete Beispiele zu nennen. Das unterste Halmstück von Juncus glaucus steckt mehrere Zentimeter tief im festen Boden und wird hier bei Biegungen des oberirdischen Teiles des Halmes ähnlich wie eine Pfahlwurzel ausschließlich auf Zugfestigkeit beansprucht. Ein rhizomähnlicher Bau ist von diesem unterirdischen Halmstück nicht zu erwarten. Die anatomische Untersuchung lehrt im Gegenteil, daß alle Bastbündel und Mestomstränge des oberirdischen Halmstückes im unterirdischen eine nahezu unveränderte Stellung einnehmen. Allein die quantitative Ausbildung, die Stärke der einzelnen Bastbündel ist im unterirdischen Halmstück eine wesentlich andere. Vergleicht man die Querschnittsansichten *A* und *B* in Fig. 58, so erkennt man auf den ersten Blick die zentripetale Tendenz des mechanischen Systems im

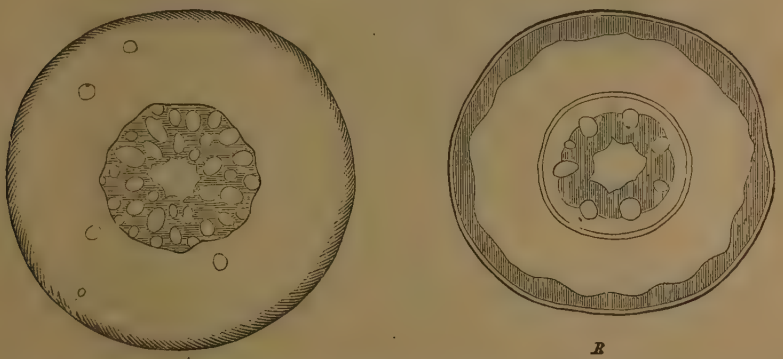


Fig. 64. *A* Querschnitt durch ein Rhizom von Carex glauca: mechanisches System in Form eines zentralen, dickwandigen Hohlzylinders, in welchem zahlreiche Mestombündel eingebettet sind. *B* Nebenwurzel I. Ordnung von Zea Mais: mechanisches System 1. als zentraler dickwandiger Hohlzylinder (zur Herstellung der Zugfestigkeit), 2. als subepidermaler Hohlzylinder (zur Herstellung der Druckfestigkeit).

unterirdischen, die zentrifugale Tendenz im oberirdischen Halmabschnitt. Vor allem fällt der Unterschied in der Ausbildung der subepidermalen Bastrippen auf, die in dem biegungsfesten Halmstücke viel breiter sind und tiefer einspringen, als im zugfesten Teile; hier hat sich ihr Querschnitt um das 3—4 fache verkleinert, dafür sind die inneren Gurtungen der Hauptträger viel mächtiger geworden, und auch die auf der Außenseite der großen Mestombündel auftretenden Bastbelege sind so stark, daß sie gewiß nicht nur eine lokal-mechanische Bedeutung haben.

Im Anschluß an die unterirdischen Organe sind die Stengel der Schling- und Kletterpflanzen zu besprechen, die gleichfalls auf Zugfestigkeit in Anspruch genommen werden. Bei windenden Pflanzen sind die Stengelteile infolge des Dickenwachstums der Stützen und ihrer durch den Wind verursachten Biegungen einem Zuge ausgesetzt; bei Kletterern kommt noch das Auseinanderweichen der einmal erfaßten Stützpunkte hinzu, ferner ein schlaffes Herunterhängen größerer oder kleinerer Pflanzenteile[13]). Diesen mechanischen Bedingungen entspricht eine zentripetale Tendenz des mechanischen Systems, die

entweder bloß durch eine Verdickung der Markzellen angedeutet wird, wie z. B. bei Tamus und Dioscorea, oder zu einer tatsächlichen Kontraktion der mechanischen Gewebe führt. So sind z. B. bei den kletternden Monokotylen Carludovica und Calamus Rotang auch die innersten Bündel des Stammes mit starken Bastbelegen versehen, und bei verschiedenen Piperaceenstämmen (Macropiper, Piper) liegt an der Innenseite des peripherischen Gefäßbündelkreises, das Mark umhüllend, ein Ring mechanischer Zellen.

Alle submersen Wasserpflanzen, mögen sie in fließendem oder stehendem Wasser leben, müssen mehr oder minder zugfest gebaut sein. Von besonderem Interesse sind ihrer verschiedenartigen Standesverhältnisse halber die Potamogetonarten. Wie von Schwendener ausführlich gezeigt wurde, besitzen diejenigen Arten, die nur in stehenden oder langsam strömenden Wassern leben (Potamog. crispus, densus und pectinatus), weder in der Rinde, noch im axilen Mestomzylinder besondere mechanische Zellen. Den sehr geringen Ansprüchen, die an die Zugfestigkeit ihrer Stengel gestellt werden, vermag der axile Mestomzylinder vollständig Genüge zu leisten. Andererseits zeigen aber die an rascher fließendes Wasser angepaßten Formen (Potamog. lanceolatus, longifolius, compressus usw.) nicht nur eine entsprechende Verstärkung ihres Zentralstranges mittels mechanischer Zellen, auch in die maschige Rinde ist eine größere oder geringere Zahl von zerstreuten Bastbündeln eingebettet, die offenbar ein Zerreißen oder Abstreifen des lockeren, von Luftkanälen durchzogenen Rindengewebes verhüten sollen.

An dieser Stelle ist auch noch auf die zugfesten Konstruktionen in hängenden Fruchtstielen und Infloreszenzachsen aufmerksam zu machen. Die Herstellung der erforderlichen Zugfestigkeit geschieht entweder durch Kontraktion des Bastringes, oder durch Ausstattung der inneren Mestombündel mit stärkeren Bastbelegen (Platanus, Stanhopea insignis). Schließlich wäre noch zu erwähnen, daß die herabhängenden Blattfiedern der Palme Martinezia lindeniana nach Koop zugfest gebaut sind, indem in der Mitte des Mesophylls sehr zahlreiche, starke Baststränge verlaufen. Ihre Aufgabe besteht aber zweifellos nicht bloß darin, das relativ doch nur geringe Gewicht der Fiedern zu tragen; ihre Hauptbedeutung macht sich vielmehr erst dann geltend, wenn die Fiedern im Winde flattern und die Ansprüche an ihre Zugfestigkeit beträchtlich erhöht werden. Daß Ähnliches auch für andere Palmen mit gefiederten Blättern gilt, ist bereits oben (S. 168) erwähnt worden.

C. Herstellung der Druckfestigkeit.

1. Festigkeit gegen radialen Druck.

Alle unterirdischen oder im Wasser vegetierenden Organe sind einem radialen Druck ausgesetzt, den das umgebende Medium auf ihre Oberfläche ausübt. Wenn nun, wie dies gewöhnlich der Fall ist, das Rindenparenchym dieser Organe von Luftkanälen durchzogen wird und überhaupt einen lockeren Bau zeigt, so muß das Organ durch einen festen peripherischen Mantel gegen jene radialen Druckkräfte geschützt sein. Zuweilen genügt für diesen Zweck schon die mittels einiger Parenchymzellagen verstärkte Epidermis, z. B. bei

Najas, Sagittaria, Juncus supinus, Alisma natans usw., die sämtlich in stehendem oder langsam fließendem Wasser leben. Dagegen stellt sich bei solchen Organen, welche in lehmigem oder wasserdurchtränktem Boden wachsen, mit den größeren Luftkanälen zugleich die Notwendigkeit einer Verstärkung der Rinde mittels dickwandiger Parenchym- oder echter Bastzellen ein. So kommt es in den Wurzeln verschiedener Carexarten (C. stricta, caespitosa, vulgaris) und Gramineen zur Ausbildung eines hohlzylindrischen Bastmantels, dessen Zellwandungen teilweise verkorkt sind.

2. Festigkeit gegen longitudinalen Druck.

Jedes aufrechte Stammorgan, das die Last der Äste und Zweige und des Laubes zu tragen hat, wird wie eine Säule auf rückwirkende Festigkeit in Anspruch genommen. In einem früheren Kapitel wurde auseinandergesetzt, daß in solchen säulenfesten Organen das mechanische Prinzip die gleiche Verteilung des widerstandsfähigen Materials verlangt, wie in biegungsfesten Organen. Es soll deshalb auf sie nicht näher eingegangen werden.

Von größerem Interesse sind hier jene Organe, die abwechselnd auf Zug- und Säulenfestigkeit beansprucht werden. Hierher gehören z. B. die Stützwurzeln der Pandanusarten, von Iriartea exorrhiza, Rhizophora Mangle und anderen Rhizophoraceen; ferner die kranzförmig aus den untersten Knoten des Maishalmes hervorbrechenden Adventivwurzeln, welche ihrer Funktion nach als echte Stützwurzeln bezeichnet werden können.

Die Stützwurzeln von Rhizophora Mangle besitzen, wie Warming[14]) gezeigt hat, einen ausgesprochen stammähnlichen Bau; ihre Mitte nimmt ein dicker Markkörper ein, um den herum abwechselnd die zahlreichen Leptom- und Hadrombündel, einen Hohlzylinder (das polyarche Gefäßbündel) bildend, angeordnet sind. Die wasserleitenden Stränge dieses Hohlzylinders werden auf der dem Marke zugekehrten Seite von dickwandigen mechanischen Zellen begleitet, deren Anordnung mithin die Säulen- bzw. Biegungsfestigkeit der Wurzeln klar zum Ausdruck bringt. Nach dem sekundären Dickenwachstum erhöht ein libriformreicher Holzring die Festigkeit. Ähnlich sind auch die Stützwurzeln von Rhizophora mucronata und Bruguiera eriopetala gebaut.

Eine ausführlichere Beschreibung verdienen die Stützwurzeln von Zea Mais. Durch das im Erdreich zur Ausbildung gelangte Wurzelsystem wäre der aufschießende Maisstengel nur unzureichend gestützt. Aus den 1—2 untersten Knoten des oberirdischen Stammstückes brechen deshalb dicht nebeneinander Adventivwurzeln hervor, welche an jedem Knoten einen sehr regelmäßigen Kranz bilden. Diese Wurzeln wachsen nun nicht senkrecht nach abwärts, sondern in mehr oder weniger schiefer Richtung, wobei sämtliche Wurzeln eines Kranzes nahezu denselben Eigenwinkel besitzen (Fig. 65 V, V_1). Nachdem dann die Wurzeln je nach der Höhe des Knotens in größerer oder geringerer Entfernung vom Stamm in den Boden gedrungen sind, treiben sie hier zahlreiche Nebenwurzeln und befestigen sich in genügender Weise.

Wenn nun der Maisstamm vom Winde gebogen wird, so ist es klar, daß die der Windrichtung zugekehrten Wurzeln auf Zugfestigkeit, die von ihr abgekehrten auf Säulenfestigkeit in Anspruch genommen werden. Auf diese Weise

hat im Laufe der Vegetationsperiode jede Wurzel abwechselnd als zugfestes und als säulenfestes Organ zu dienen und ist auch dementsprechend gebaut. Der sonst bei Wurzeln solide Fibrovasalzylinder besitzt eine weite Markhöhlung, so daß das Mestom und die dasselbe begleitenden Stereiden einen Hohlzylinder bilden (Fig. 64 *B*). Dieser zeigt die für die Wurzeln charakteristische Anordnung seiner Mestomelemente, von denen namentlich ein Kranz weitlumiger Gefäße auffällt; die Zwischenräume werden von verhältnismäßig dünnwandigen Bastzellen ausgefüllt, so daß dieser Hohlzylinder zugleich eine mechanische Bedeutung hat. Umgeben wird er von einer C-förmig verdickten Schutzscheide. Die Rinde besteht aus verdickten Parenchymzellen und geht gegen außen zu allmählich in einen mehr oder weniger breiten subepidermalen Bastring über, dessen Zellen sehr stark verdickt und tüpfelreich sind.

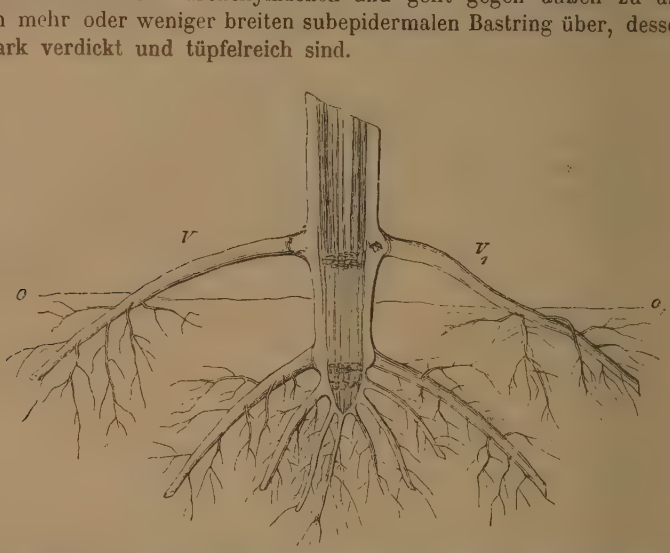


Fig. 65. Längsschnitt durch den Wurzelstock und die untersten Stamminternodien von Zea Mais. $V—V_1$ Adventivwurzeln, welche aus einem über dem Niveau des Bodens ($o—o_1$) befindlichen Knoten hervorgebrochen sind und eine nachträgliche feste Verankerung und Stützung des Stammes zum Zwecke haben. Die Faserwurzeln sind der Deutlichkeit des Ganzen halber in spärlicherer Anzahl gezeichnet.

Das mechanische System der Stützwurzeln von Zea Mais besteht demnach aus zwei Hohlzylindern. Der äußere besteht nur aus Bastgewebe und bedingt hauptsächlich die Säulenfestigkeit des Organs. Der innere enthält die Mestomelemente und dient in erster Linie zur Herstellung der Zugfestigkeit. Im allgemeinen muß aber aus dem anatomischen Bau der Stützwurzeln gefolgert werden, daß sie mehr als säulenfeste, denn als zugfeste Konstruktion fungieren, da sonst nicht einzusehen wäre, weshalb sich der sonst bei den Gräsern solide Fibrovasalzylinder in diesen Wurzeln zu einem Hohlzylinder erweitert hat.

Die soeben geschilderten Organe kommen nicht nur beim Mais vor. Ganz ähnlich gebaute Stützwurzeln lassen sich auch an den verschiedenen Sorghumarten und anderen stark gebauten, hohen Gramineenformen beobachten.

In ganz anderer Weise sind die Stützwurzeln von Pandanus ihrer mechanischen Doppelfunktion angepaßt. Über den Querschnitt des Zentralzylinders sind zahlreiche Leitbündel mit starken Bastbekleidungen zerstreut, und das

Rindengewebe wird von zahlreichen größeren und kleineren Bastbündeln durchzogen. Das mechanische System verteilt sich also gleichmäßig über den ganzen Querschnitt, und nur die Kombination von Zug und Druck läßt diese Verteilung des Materials begründet erscheinen.

Zu den strebefest gebauten Organen sind schließlich noch die geraden Stacheln und Dornen zu rechnen; bei den Monokotylen (Agave americana, Chamaerops humilis, Livistona sinensis) besitzen sie nach Schwendener durchgehends, dem mechanischen Prinzip entsprechend, einen starken subepidermalen Bastring.

D. Herstellung der Schubfestigkeit.

Wenn mechanische Kräfte auf einen Körper in der Art einwirken, daß sie seine kleinsten Teilchen aufeinander zu verschieben trachten, so pflegt man sie als scherende Kräfte zu bezeichnen, und diejenige Festigkeit des Körpers, die den Scherkräften Widerstand leistet und das wechselseitige Vorbeigleiten der kleinsten Teilchen hindert, heißt Schubfestigkeit. Bei jeder Biegung eines zylindrischen oder flächenförmigen Organs treten Scherkräfte auf, die aber bei einfachen Biegungen ziemlich belanglos sind und keine besonderen Einrichtungen zur Herstellung der Schubfestigkeit notwendig machen. Wenn aber solche Einrichtungen trotzdem, namentlich an flächenförmigen Organen, zur Ausbildung gelangen, so geschieht dies deshalb, weil bei starker Luft- oder Wasserströmung die Inanspruchnahme auf Schubfestigkeit eine wesentliche Steigerung erfährt. Ein im Winde flatterndes Laubblatt ist Scherkräften ausgesetzt, die senkrecht zu seiner Flächenausdehnung wirken und es zu zerfetzen drohen. Um dieser Gefahr wirksam zu begegnen, müssen offenbar die zur Herstellung der Biegungsfestigkeit dienenden Träger durch möglichst zahlreiche Querverbindungen fest miteinander verkoppelt sein. Dies geschieht nun durch die schon bei früherer Gelegenheit erwähnten Gefäßbündelanastomosen, welche in monokotylen und dikotylen Blättern ein reiches Netzwerk bilden, und namentlich an den durch Naturselbstdruck gewonnenen Abbildungen stets auf das deutlichste hervortreten. Diese Leitbündelanastomosen sind häufig von Bastzellen begleitet. Bei Maranta arundinacea besteht die Mehrzahl der Anastomosen ausschließlich aus Stereiden. An dieser Stelle mögen auch die schon von Mettenius eingehend beschriebenen »Scheinnerven« in den zarten Blattspreiten verschiedener Trichomanesarten (Hymenophyllaceen) erwähnt werden, die ebenfalls nur aus mechanischen Elementen bestehen.

Besonders wirksamer Schutzeinrichtungen bedürfen natürlich die Blattränder, die der Gefahr des Einreißens am ehesten unterliegen[15]). Im einfachsten und zugleich häufigsten Falle besitzen die Epidermiszellen des Blattrandes dickere Außenwandungen, als diejenigen der Spreite; der Dickenunterschied ist oft in hohem Grade auffällig. Sehr häufig werden auch subepidermale Zellschichten zur Verstärkung des Blattrandes herangezogen, die dann entweder in Form von mehr oder minder stark verdickten Kollenchymzellen (Aroideen), oder als wohl differenzierte Bastbündel ausgebildet sind. Die Querschnittsform dieser Bast- oder Kollenchymstränge kann eine sehr verschiedenartige sein. Wenn der Blattrand eine scharfe Kante bildet, so gleicht der subepidermale Bastbeleg im

Querschnitt häufig einer Pfeilspitze, wie z. B. bei den Irisarten, bei Eryngium usw. Bei mehr abgerundetem Blattrand ist der Stereombeleg gewöhnlich sichel- oder halbmondförmig (Eucalyptus sp., Fig. 66 *C*), oder er löst sich bisweilen in mehrere kleine Bündel auf, die unregelmäßig geformt und ungleich stark sind. Bei der Dattelpalme sind die Blattfiedern an beiden Rändern wie abgeschnitten und ebenso dick wie in der Mitte der Spreite. Die Fieder besitzt derart ziemlich ebene Seitenflächen, die ebenso breit sind, als das Blatt dick ist und von denen in der Mittellinie je ein schmaler, vertrockneter Gewebestreifen vorspringt (Fig. 66 *D*, *z*). Dieser im Querschnitt zapfenförmige Streifen

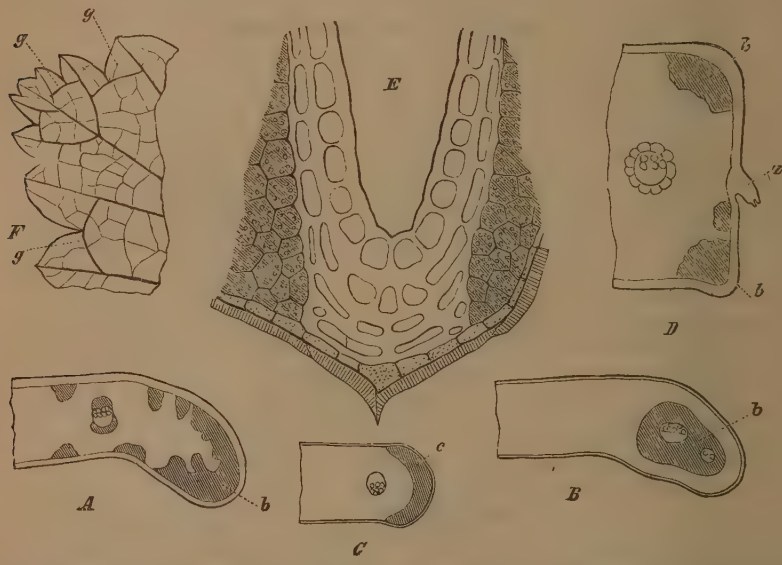


Fig. 66. Mechanische Einrichtungen zum Schutze des Blattrandes. *A*—*D* Querschnitte durch Blattränder. *A* Theophrasta Jussieui mit einem unregelmäßig konturierten subepidermalen Randbastbündel (*b*). *B* Theophrasta imperialis; das Randbastbündel (*b*) ist von Epidermis durch einige Parenchymzellagen getrennt; in dasselbe sind zwei Mestombündel eingebettet. *C* Eucalyptus sp.; *c* subepidermale Kollenchymsichel *D* Phoenix dactylifera, Rand einer Blattfieder; in der oberen und unteren Kante ein Bastbündel (*b*); bei *z* der Rest des Gewebestreifens, welcher den Zusammenhang mit der benachbarten Blattfieder herstellte. *E* Längsschnitt durch das sichelförmige mechanische Gewebe in einer Ecke zwischen zwei Blattzähnen von Sanguisorba carnea, welches das Einreißen der Blattspreite verhütet. Das mechanische Gewebe sitzt gegen innen einem querüber gespannten Leitbündel auf, von welchem in der Figur bloß die Parenchymscheide und eine Tracheidenreihe dargestellt sind. *F* Teil einer Laubblattspreite von Ribes rubrum: durch querüber gespannte Gefäßbündel (*g*) wird das Einreißen der Blattspreite verhindert.

repräsentiert den Rest des Verbindungsgewebes zwischen zwei benachbarten Blattfiedern, die bekanntlich erst durch eine nachträgliche Spaltung voneinander getrennt werden. In den Winkeln, welche die Seitenfläche der Fieder mit der oberen und unteren Blattfläche einschließt, befindet sich je ein starkes Bastbündel; so kommt es, daß die beiden stärksten subepidermalen Träger der ganzen Blattfieder zugleich als mechanische Einrichtung zum Schutze des Blattrandes fungieren.

Nicht immer sind die Bastbündel des Blattrandes streng subepidermal gelagert. Zuweilen werden sie von der Epidermis durch einige chlorophyllführende

Parenchymzellagen getrennt, wobei gewöhnlich das den »Randnerv« bildende Mestombündel dem Baststrange seitlich anliegt oder in diesen eingebettet ist (Theophrasta imperialis, Fig. 66 *B*). Schließlich kommt es auch häufig vor, daß sich subepidermale Bastbündel mit den verstärkten Randnerven kombinieren, in welchem Falle wieder die verschiedenartigsten Querschnittsformen auftreten können.

In sehr merkwürdiger Weise erfolgt die Festigung des Blattrandes bei den Aloearten. Hier sind es palisadenförmige Sklerenchymzellen, welche, eine subepidermale Lage bildend, den Blattrand schützen. Sie gehen gegen die Blattfläche zu allmählich in chlorophyllführende Palisadenzellen über; es kann demnach keinem Zweifel unterliegen, daß bei den Aloen die Schutzbedürftigkeit des Blattrandes einen Funktionswechsel der randständigen spezifischen Assimilationszellen eingeleitet und ihre Metamorphose in mechanische Zellen zur Folge gehabt hat.

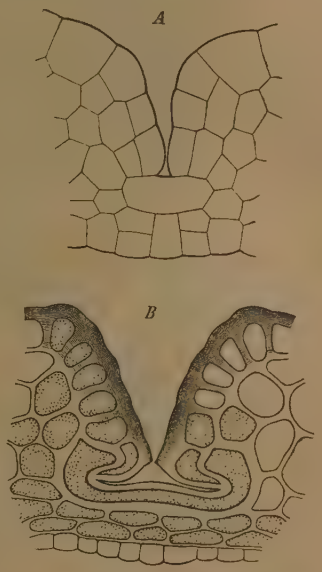


Fig. 67. Querschnitt durch eine Kommissur der Blattscheide von Equisetum hiemale, *A* im meristematischen, *B* im ausgebildeten Zustande.

Wenn das Blatt ganzrandig ist, so sind die besprochenen Einrichtungen ringsum von ziemlich gleicher Ausbildung. Bei gebuchtetem, gekerbtem oder gesägtem Blattrande stellt sich dagegen häufig die Notwendigkeit heraus, die der Gefahr des Einreißens besonders ausgesetzten Einschnitte zwischen den einzelnen Lappen und Zähnen noch auf besondere Weise zu schützen. Dieser Aufgabe dienen häufig starke Mestomanastomosen, die derart querüber gespannt werden, daß sie die Winkel zwischen den Blattzähnen nahezu tangieren. Solche Querverspannungen sind namentlich bei verschiedenen Ribesarten schön ausgebildet (Ribes rubrum, Fig. 66 *F*, *gg*). In anderen Fällen wird der Grund jedes Einschnittes von einem sichelförmig gekrümmten Belege umfaßt, der aus stark verdickten, meist kollenchymatischen Zellen besteht. Bei verschiedenen Poterium- und Sanguisorbaarten (Fig. 66 *E*) sind diese Sicheln besonders schön ausgebildet. Die Verdickung der parallel zum Blattrande gestreckten farblosen Zellen ist ebenso auffallend wie ihre scharfe Abgrenzung gegen das benachbarte Chlorophyllparenchym. Nach innen zu stützt sich diese Sichel häufig auf eine querüber gespannte Mestomanastomose[16]).

Bei manchen Farnblättern, besonders schön bei Asplenium diversifolium, ist am Grunde jedes Blatteinschnittes eine ganze Reihe von halbmondförmigen, dickwandigen Stereiden ausgebildet, die eine sehr auffallende Schutzeinrichtung gegen das Einreißen darstellen (Fig. 68).

An dieser Stelle mögen auch die eigentümlichen von C. Müller beschriebenen »Ankerzellen« erwähnt werden, die an den Scheidenblättern der Equiseten

das Einreißen längs der schwachen Kommissuren, zwischen den Scheidenzähnen, erschweren (Fig. 67). Mit Rücksicht auf ihre Funktion wären diese eigentüm-

Fig. 68. Halbmondförmige Stereiden am Grunde eines Blatteinschnittes von Asplenium diversifolium; nach Bennesch.

lichen mechanischen Zellen wohl treffender als »Klammerzellen« zu bezeichnen, da sie wie Klammern die einzelnen Längsabschnitte (Blätter) der Scheide zusammenhalten[17]).

V. Die Abhängigkeit der Ausbildung des mechanischen Systems von äußeren Einflüssen.

Die qualitative und quantitative Ausbildung des mechanischen Systems gehört im allgemeinen zu den erblichen Merkmalen der betreffenden Pflanzenart. Daneben macht sich aber in vielen Fällen als zweckmäßige Anpassungserscheinung eine direkte Abhängigkeit von äußeren Einflüssen geltend, welche in der Entwickelungsgeschichte des einzelnen Individuums und seiner Organe zum Ausdruck kommt.

Vor allem ist hier die Abhängigkeit der Ausbildung des mechanischen Systems von jenen mechanischen Einflüssen in Betracht zu ziehen, gegen die sich eben die Pflanze durch Ausbildung eines Skelettes zu schützen sucht[18]). Wahrscheinlich wirken diese mechanischen Einflüsse auf das sich entwickelnde Stereom, vorausgesetzt, daß sie ein gewisses Ausmaß nicht überschreiten, als ein die qualitative und quantitative Ausbildung fördernder Reiz ein. Schon Th. A. Knight hat eine hierher gehörige Beobachtung mitgeteilt. Freistehende, 6—7 Fuß hohe Apfelbäumchen wurden bis auf 3 Fuß Höhe derart locker an Pfählen festgebunden, daß nur die oberen Stammpartien und Äste sich frei bewegen konnten. »Im nächsten Sommer war an diesen Teilen, die vom Winde bewegt worden waren, viel neues Holz angesetzt, während die tiefer liegenden Partien und die Wurzeln nur wenig in die Dicke gewachsen waren«. Ein Bäumchen, welches im Winter derart fixiert worden war, daß es vom Winde bloß in der Richtung von Nord nach Süd hin und her bewegt werden konnte, besaß im nächsten Herbst einen in dieser Richtung größeren Stammdurchmesser. Sein Verhältnis zu dem darauf senkrecht stehenden Durchmesser war wie 13 : 11. An dieser stärkeren Dickenzunahme der beiden mechanisch beanspruchten Seiten des Holzkörpers war jedenfalls auch das Libriform beteiligt.

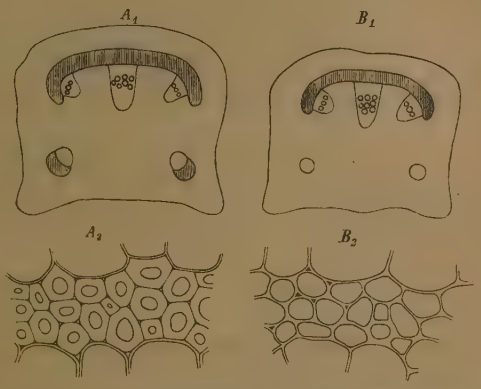


Fig. 69. Querschnitte durch Ranken von Cyclanthera explodens. Nähere Erklärung im Text.

In neuerer Zeit wurden die ersten hierher gehörigen Beobachtungen an Ranken angestellt. Es ist eine bekannte Tatsache, daß jene Ranken, die keine Stützen erfassen können, viel schwächer bleiben, als solche, die sich um Stützen schlingen und normal funktionieren. Gewöhnlich gehen jene auch früher zugrunde, vertrocknen und werden abgeworfen. In Figur 69 sind Querschnitte durch den korkzieherförmig gewundenen Teil zweier gleich alter Ranken

von Cyclanthera explodens dargestellt, von denen die eine eine Stütze erfaßt hatte (A_1), die andere nicht (B_1). Bei der ersteren ist die Zuggurtung auf der konkaven Innenseite der Ranke (vgl. S. 169) stark entwickelt. Das aus 2—3 Zellschichten bestehende Bastband zeichnet sich durch die Dickwandigkeit seiner Elemente aus (A_2), und ebenso sind die beiden Gefäßbündel auf der konvexen Außenseite der Ranke mit je einem kräftigen Bastbelege versehen, der im Querschnitt aus 7—10 Zellen besteht. In der anderen Ranke dagegen, die keine Stütze erfaßte, ist das Bastband auf einer frühen Entwickelungsstufe stehen geblieben. Seine Wandungen sind nur schwach kollenchymatisch verdickt, weich und häufig verbogen (B_2). Nur einzelne Zellen weisen dickere Wände auf. Die Bildung von Bastbelegen an den beiden Gefäßbündeln auf der konvexen Seite der Ranke ist vollständig unterblieben (B_1). —

Hierher gehören auch die Beobachtungen Treubs über das starke Dickenwachstum der reizbaren Kletterhaken von Artobotrys, Ancistrocladus, Uncaria u. a., sobald sie eine Stütze erfaßt haben. Dieses Dickenwachstum zielt vor allem auf die reichliche Ausbildung von mechanischen Zellen ab. Ungewiß bleibt dabei, inwieweit der das Wachstum auslösende Reiz in dem Druck besteht, welchen der Kletterhaken seitens der Stütze erfährt, oder ob es in erster Linie der Zug ist, der auf den befestigten Haken ausgeübt wird. Das gleiche gilt übrigens auch für die Ranken.

Von Interesse sind die Ergebnisse von Belastungsversuchen, welche Worgitzky mit einigen Ranken angestellt hat; nachstehende Zahlen beziehen sich auf zwei korkzieherförmig gewundene Ranken von Plassiflora quadrangularis.

		Belastung in Gramm bis zur Elastizitätsgrenze	Belastung in Gramm bis zum völligen Ausziehen der Windungen	Belastung in Gramm bis zum Zerreißen
Ranke	mit Stütze	40	500	600
	ohne Stütze	8	250	350

Ausgedehntere Versuche über den Einfluß von künstlichem Zug oder Druck auf die Ausbildung des mechanischen Systems habe ich bereits in der 1. Auflage dieses Buches für wünschenswert erklärt. Seither sind solche Experimente von einer ganzen Reihe von Forschern ausgeführt worden, größtenteils allerdings mit negativem oder zweifelhaftem Erfolge. Am bemerkenswertesten sind die Ergebnisse einiger von Vöchting angestellten Versuche, wobei in Töpfen gezogene Wirsingpflanzen (Brassica oleracea, f. bullata) in horizontale Lage gebracht und dann am freien Ende belastet wurden. Es zeigte sich, daß der Holzkörper des Stengels an den Orten größter Spannung, also auf Ober- und Unterseite, stärker wuchs und reichlicher mechanische Elemente erzeugte, als auf den Seitenflanken. Als ferner Vöchting Kürbisfrüchte nicht auf dem Erdreich liegend, sondern an ihren Stielen hängend sich entwickeln ließ, so daß diese einem andauernden beträchtlichem Zuge ausgesetzt waren, ergab die Untersuchung eine ansehnliche Zunahme der Wanddicke und im Holzkörper auch der Zahl der mechanischen Elemente; sogar das Grundparenchym besaß jetzt dickere Wände.

Bei erneuten Untersuchungen über diesen Gegenstand wird zu beachten sein, daß eine zweckmäßige Reaktion der Pflanze auf eine künstliche mecha-

nische Inanspruchnahme nur dann zu erwarten ist, wenn diese die natürliche Inanspruchnahme nachahmt oder steigert. Einer dauernden Zugwirkung wird man demnach bloß Wurzeln, Ranken und hängende Fruchtstiele aussetzen dürfen; Stengel und Blattstiele dagegen sind künstlich hin und her zu biegen. Anhaltend wirkenden Zugkräften, wie in der Mehrzahl der bisherigen Versuche, sind ja die biegungsfest konstruierten Zweige und Blattstiele in der Natur nicht ausgesetzt.

Für die Ausbildung des mechanischen Systems können aber auch noch andere als mechanische Einflüsse von Bedeutung sein[19]). Hinsichtlich des Einflusses der Bodenfeuchtigkeit liegen Beobachtungen von Friedr. Haberlandt vor, denen zufolge der günstige Einfluß der Bewässerung auf die Erhöhung der Festigkeit des Bastes von Cannabis sativa nicht zu verkennen ist. Ein 2 mm breites Bastband von einem nicht bewässerten Beete zerriß im Durchschnitt bei einer Belastung von 4,12 kg; ein solches von einer bewässerten Parzelle erst bei 5,48 kg. Allerdings blieb bei diesen Versuchen unentschieden, ob die durch Bewässerung erhöhte Festigkeit der Bastbänder auf eine Vergrößerung ihrer Querschnittsfläche, d. h. auf eine größere Dicke der Bänder oder auf eine Erhöhung der Festigkeit der Zellwandungen zurückzuführen ist. Andererseits wurde von Kohl festgestellt, daß verschiedene Pflanzen (Mentha aquatica, Thalictrum galioides, Menyanthes trifoliata u. a.) in trockener Luft, also bei stärkerer Transpiration, eine reichlichere Ausbildung von Kollenchym und auch von Bastgewebe erfahren, als in feuchter Luft bei verminderter Transpiration. Ob sich auch hierin ein zweckmäßiger, selbstregulatorischer Vorgang ausspricht, läßt sich nicht mit Bestimmtheit sagen. Doch ist darauf hinzuweisen, daß bei krautigen Pflanzen, welche in trockener Luft, an trockenen Standorten wachsen, die Bedeutung des Turgors für die Festigung der Organe eine geringere ist, als sonst, da die Gefahr zeitweiligen Welkens viel näher liegt. Die reichlichere Ausbildung der spezifisch mechanischen Zellen wird unter solchen Umständen nur von Vorteil sein.

VI. Das mechanische System der Thallophyten.

Die in fließendem Wasser lebenden, besonders aber die der Meeresbrandung ausgesetzten Algenarten müssen natürlich zug- und schubfest gebaut sein, um den mechanischen Kräften, die auf sie einwirken, erfolgreich Widerstand leisten zu können. Bei den Fucaceen kommt es nach Wille[20]) sogar zur Differenzierung dickwandiger mechanischer Zellen, die sich durch große Dehnbarkeit und Elastizität auszeichnen und hauptsächlich in den Stielen und Mittelrippen des Laubes auftreten. Ihre Anordnung auf dem Querschnitt ist, der zugfesten Konstruktion entsprechend, eine mehr oder minder zentrale.

Bei den Pilzen kommen dickwandige mechanische Hyphen im allgemeinen nur selten vor. Die unterirdischen Mycelstränge der Phalloideen, Lycoperdaceen und einiger Agaricusarten besitzen innerhalb einer mehr lockeren, aus dünnwandigen Hyphen bestehenden Rinde einen dickwandigen »Markzylinder« von gallertartigem Aussehen, dem offenbar die Aufgabe zukommt, die Zugfestigkeit des Mycelstranges herzustellen. Inwieweit er auch anderen Aufgaben, speziell

der Stoffleitung, dient, bleibt dahingestellt. Nach von mir angestellten Versuchen stellt auch der Markstrang der Strauchflechte Usnea barbata (Fig. 70 *A*) eine zugfeste Einrichtung vor. In bezug auf seine Festigkeits- und Elastizitätsverhältnisse erinnert dieses dickwandige Hyphenbündel weit mehr an Kautschuck, als an Bast- oder Kollenchymgewebe. Zunächst ist seine Dehnbarkeit eine enorme. Im frischen, imbibierten Zustande ließ sich der Markstrang eines 0,5—1 mm dicken Zweiges einer hängenden Varietät durchschnittlich um 100 bis 110% seiner ursprünglichen Länge ausdehnen, bevor er riß. Gleich dicke Zweige einer gedrungenen strauchigen Varietät rissen bei einer Verlängerung von 60 bis 70%. Dabei waren die Markstränge beider Varietäten bei einer Ausdehnung von ungefähr 20% noch vollkommen elastisch. Die weitaus geringere Dehnsamkeit des Rinden- und Hautgewebes gab sich bei den Versuchen durch zahlreiche weitklaffende Querrisse zu erkennen. Das Festigkeitsmodul dieser Markstränge beträgt durchschnittlich 1,7 kg pro qmm und stimmt mit dem von

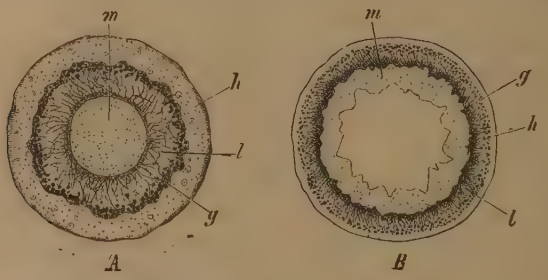


Fig. 70. *A* Querschnitt eines hängenden, zugfest gebauten Astes von Usnea barbata. *B* Querschnitt durch den hohlen, biegungsfest gebauten Fruchtträger von Cladonia filiformis. V. 40. In beiden Figuren bedeutet *h* die Hautschicht, *g* die Gonidienschicht, *l* das lockere Hyphengeflecht des Durchlüftungssystems, *m* das mechanische System.

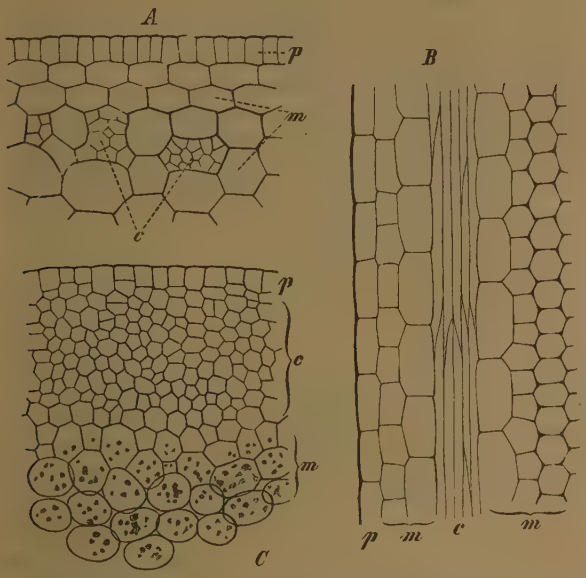
Weinzierl bestimmten Festigkeitsmodul der Blattepidermis von Allium porrum (1,5—1,8) ungefähr überein. Als biegungsfeste Konstruktion, doch ohne mechanische Hyphen, ist zweifelsohne der hohlzylindrische Fruchtstiel der Agaricusarten und einiger anderer Pilze aufzufassen. Dagegen besitzen die röhrenförmigen Fruchtträger (Podetien) der Cladonien einen scharfbegrenzten Hohlzylinder aus dickwandigen mechanischen Hyphen (Fig. 70 *B*).

VII. Die Entwickelungsgeschichte des mechanischen Systems.

Das Skelett der Pflanzen kann aus sämtlichen drei primären Bildungsgeweben der Vegetationsspitze hervorgehen. Es gilt diese Entstehungsweise sowohl für den Bast, wie auch für das Kollenchym, so daß zwischen diesen beiden Hauptformen des Stereoms auch eine vollständige entwickelungsgeschichtliche Übereinstimmung herrscht[21]).

1. Entstehung des Stereoms aus dem Procambium. Die isolierten Bast- und Kollenchymbündel gehen, wie ich gezeigt habe, meistens aus gleichfalls isolierten Procambiumsträngen hervor. Dies gilt sowohl für subepidermale

ie für tiefer liegende Skelettstränge (Bast von Scirpus Holoschoenus, Typha tifolia, Phoenix dactylifera usw., Kollenchym von Salvia officinalis, Cucurbita epo usw.). Wenn das mechanische System einen Hohlzylinder bildet, der keine eziehungen zu den Mestombündeln zeigt, so ist der entsprechende Procambumring meist gleichfalls von gesonderter Anlage; als Beispiele nenne ich den eripherischen Bastring in den Rhizomen von Carexarten und den subcortialen Bastring im Stengel von Cucurbita Pepo. Neben dieser isolierten Anlage ommt es aber nicht selten vor, daß, wenn auch das mechanische System im usgebildeten Zustande selbständige Bündel oder Ringe vorstellt, die Anlage



ig. 71. *A* Teil eines Querschnittes durch ein junges Blatt von Pandanus utilis (Blattoberseite); *c* procambiale Anlagen von kleinen Bastbündeln. *B* Teil eines radialen Längsschnittes durch dasselbe Blatt; Cambiumbündel. Vergr. 400. *C* Teil eines Querschnittes durch das junge Blatt von Asplenium foecundum; *c* cambiale Anlage des subepidermalen Bastgewebes.

ieser dennoch gemeinschaftlich mit Mestomsträngen erfolgt. Dieser eigentümliche Entwickelungsvorgang wird am besten durch einige Beispiele erläutert werden. Bei Juncus glaucus bestehen die großen Hauptträger, wie bereits oben beschrieben wurde, aus einer subepidermalen Bastrippe als äußerer und einer starken Bastsichel als innerer Gurtung, zwischen denen von außen nach innen zunächst Parenchym liegt, dann ein Luftkanal, dann wieder Parenchym, eine lokalmechanische Bastsichel und schließlich ein großer Mestomstrang. Dieser ganze Gewebekomplex geht aus einem einzigen subepidermalen Procambiumbündel hervor, das tief in das Grundmeristem einspringt und im Querschnitte sanduhrförmig aussieht (Fig. 58*D*). Während in den inneren und äußeren Partien dieses Bündels die Längsteilungen der Zellen fortdauern, hören sie in der eingeschnürten Mittelpartie bald gänzlich auf; die Zellen werden

weiter, teilen sich durch häufige Querwände und werden so allmählich zu Par enchymgewebe. Durch seine Entstehung ist das ursprüngliche Procambium bündel in zwei einander opponierte Stränge gespalten worden, von denen sic nun jeder nach seiner Isolierung selbständig weiterentwickelt. Der äußer wird zur subepidermalen Bastrippe, der innere zum Mestombündel mit seine beiden Bastbelegen.

In ähnlicher Weise erfolgt bei verschiedenen Caryophylleen (Lychnis, Me andryum, Dianthus, Saponaria) die Anlage des Bastringes und der Mestombünde gemeinschaftlich durch einen einzigen Procambiumring. Dieser spaltet sic später, indem eine mittlere Zone zu Parenchym wird, in einen äußeren Bast cambiumring und in einen inneren Kreis von Bändern und Bündeln aus Mestom cambium.

Eine derartige gemeinschaftliche Anlage und nachträgliche Trennung gi nach Ambronns Untersuchungen auch für Kollenchym und Mestom und is sogar in den Familien de Araceen, Umbelliferen un Piperaceen sehr häufig.

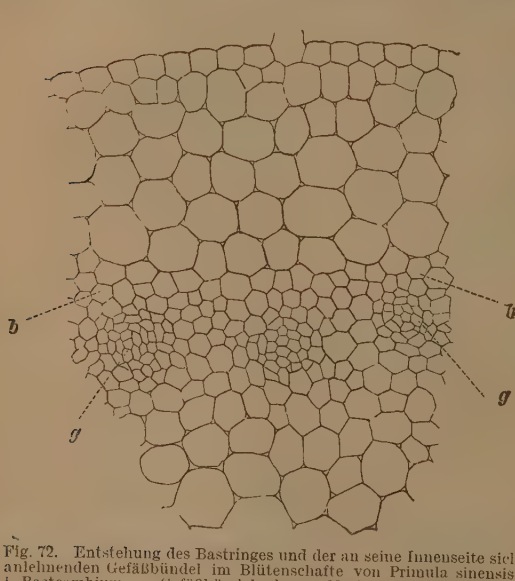


Fig. 72. Entstehung des Bastringes und der an seine Innenseite sich anlehnenden Gefäßbündel im Blütenschafte von Primula sinensis. *b* Bastcambium. *g* Gefäßbündelanlagen (Mestomcambiumstränge).

Wenn die mechanische Gewebestränge, wie dies s häufig vorkommt, mit de Gefäßbündeln vereintläufi sind und mit diesen »Fibro vasalstränge« bilden, dan ist ihre Anlage fast aus nahmslos eine gemeinschaft liche. Es wird ein einheit liches Procambiumbünde beziehungsweise ein Procam biumring gebildet, aus der sich die Elemente des me chanischen und des stoff leitenden Systemes den Be dürfnissen der Pflanze ent sprechend herausmodellieren Häufig kommt es vor, da in jenen Partien des Pro cambiums, aus denen Gefäß bündel werden sollen, die Längsteilungen noch länger fortdauern; so verhäl es sich z. B. im Blütenschafte von Primula sinensis, wo aus dem »primären Procambiumring ein Bastring wird, während die an seine Innenseite ange lagerten Mestombündel gewissermaßen aus sekundären Procambiumbündeln ent stehen (Fig. 72.)

Wenn im vorstehenden vom Procambium als dem gleichartigen Bildungs gewebe von Stereom und Mestom gesprochen wird, so ist damit nur der direk wahrnehmbare Bau dieses Bildungsgewebes, die Größe und Gestalt seiner Zellen die Beschaffenheit seiner Wandungen und Zellinhalte gemeint. Von welcher Zeitpunkte an eine »Procambiumzelle« in bezug auf die Entfaltung ihre

idioplasmatischen Anlagen schon so weit spezialisiert ist, daß sie nur noch eine mechanische Zelle oder ein bestimmtes Gefäßbündelelement werden kann, von wann an also ihre Entwickelungstendenz unabänderlich festgelegt ist, läßt sich natürlich nicht sagen. Jedenfalls liegt dieser Zeitpunkt schon vor dem ersten Sichtbarwerden spezifischer Strukturen.

Schließlich wäre hier noch auf einen wichtigen äußeren Unterschied aufmerksam zu machen, der zwischen Stereom und Mestom in entwickelungsgeschichtlicher Hinsicht besteht. Während das Bastcambium auf seinem ganzen Querschnitte gleichzeitig oder doch nahezu gleichzeitig zu Dauergewebe wird, beginnt die Ausbildung des Mestomcambiums gewöhnlich an zwei oder mehreren bestimmten Punkten des Querschnittes und schreitet von hier aus allmählich weiter fort. Das erstere entwickelt sich simultan, das letztere sukzedan zu Dauergewebe.

2. Entstehung des Stereoms aus dem Protoderm. Wie wir bereits in einem früheren Kapitel gesehen haben, führt die peripherische Lagerung des mechanischen Systems in biegungsfesten Organen sehr häufig zu einem unmittelbaren Kontakt des Bastes oder Kollenchymgewebes mit der Epidermis. Es kann nicht überraschen, daß diese so nahen räumlichen Beziehungen auf die Ausbildung der Epidermis nicht ohne Einfluß bleiben. In den verschiedensten Abstufungen wird die Oberhaut zu einer Verstärkung des subepidermalen Bastes oder Kollenchyms herangezogen, und am Ende dieser Stufenreihe sehen wir die Epidermis ihren anatomischen Charakter als Hautgewebe aufgeben und vollständig zu mechanischem Gewebe werden. Allein auch ohne das Vorhandensein solcher räumlichen Beziehungen zwischen Haut- und Skelettsystem ergibt sich häufig schon aus der bloßen Herrschaft des mechanischen Prinzips eine Verwendung der Epidermis zu mechanischen Zwecken. Denn je peripherischer eine Zellschicht in biegungsfesten Organen gelegen ist, desto mehr verlohnt es sich für die Pflanze, ihre Metamorphose in mechanisches Gewebe anzustreben. Vorausgesetzt natürlich, daß nicht noch schwerer wiegende physiologische Momente dagegen sprechen. Von diesem Gesichtspunkt aus hat man z. B. die kollenchymatische Verdickung der Epidermiszellwandungen in den Blättern vieler Liliaceen, namentlich der Alliumarten, aufzufassen, ferner die sklerotische Verdickung und Verholzung der Epidermiszellen an den nicht grünen Hochblättern von Papyrus antiquorum und an den Spelzen verschiedener Cyperusarten. Derartige Vorkommnisse ließen sich noch viele aufzählen.

Die Metamorphose der Epidermis in typische Stereiden, wovon bereits vorhin die Rede war, hat man sich selbstverständlich nur in dem Sinne vorzustellen, daß jenes Bildungsgewebe, das bei den Vorfahren der betreffenden Spezies ausschließlich zur Bildung der Epidermis verwendet wurde, nunmehr an den betreffenden Stellen statt Oberhautzellen typische Stereiden bildet.

Dieses Bildungsgewebe ist das Protoderm. Im einfachsten Falle bilden sich seine Zellen ohne vorherige Tangentialteilungen zu dickwandigen, prosenchymatischen Stereiden aus. Das ist z. B. in manchen Farnblättern, besonders schön bei Pteris serrata der Fall, wo jede Gurtung der I-Träger der schwächeren Blattnerven sogar nur aus einer einzigen protodermalen »Bastzelle« besteht (Fig. 73). Häufiger aber sind diese protodermalen Stereiden nur die äußere

Grenzschicht eines typischen Baststranges oder Bastringes, wie in den Halmen verschiedener Gräser (Bromus, Melica u. a.). — In anderen Fällen werden nach vorausgegangenen Tangentialteilungen nur die inneren Tochterzellen des Protoderms zu Bastgewebe, die äußeren dagegen zu sekundären Epidermiszellen. Auf diese Weise kommt es in den Blättern verschiedener Cyperaceen, namentlich der Cyperusarten (C. vegetus, longus, glaber, glomeratus usw.), zur Bildung vollständiger kleiner Procambiumstränge, welche im Protoderm verlaufen und zu normalen Baststrängen werden. An der Bildung dieser protodermalen Procambiumbündel beteiligt sich (am Querschnitt betrachtet) entweder nur eine einzige Zelle, oder es vereinigen sich mehrere benachbarte Zellen, um ein Bündel zu bilden. Auf Einzelheiten kann hier nicht eingegangen werden; ich verweise in dieser Hinsicht auf die Abbildungen (Fig. 74 *A—E*) und auf meine »Entwickelungsgeschichte des mechanischen Systems«. Von Interesse ist es, daß bei manchen Pflanzen, z. B. im Schafte von Papyrus antiquorum, die peripherischen Bastbündel an der Grenze zwischen Protoderm und Grundmeristem entstehen, so daß sich beide Bildungsgewebe an der Anlage eines Procambiumbündels beteiligen (Fig. 74 *F* und *G*).

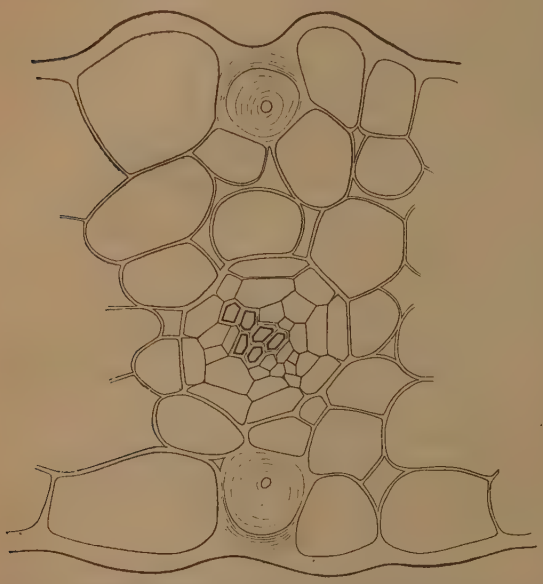


Fig. 73. Teil eines Querschnittes durch das Laubblatt von Pteris serrata; jede Gurtung des I-Trägers besteht aus einer einzigen epidermalen Bastzelle. Nach Fl. Kraus.

Wie der Bast kann auch das Kollenchym aus tangential ungeteilten Protodermzellen hervorgehen, wie z. B. im Blütenschafte von Allium ursinum; durch wiederholte Tangentialteilung des Protoderms wird der äußere Teil des subepidermalen Kollenchymringes von Peperomia latifolia angelegt.

Protodermalen Ursprungs sind endlich auch die Sklerenchymschichten mancher Frucht- und Samenschalen, z. B. der Leguminosen.

3. Entstehung des Stereoms aus dem Grundmeristem. Bei verschiedenen Monokotylen, namentlich bei den Liliaceen, gehen die Bastringe aus dem Grundmeristem hervor; die Zellen dieses Bildungsgewebes teilen sich zunächst mehrfach und bilden ein sekundäres Meristem, das sowohl wegen der Größe seiner Zellen, als auch namentlich wegen seiner reichlichen Interzellularräume und der häufig fehlenden Zuspitzung seiner Elemente nicht als Procambium betrachtet werden kann.

Noch häufiger geht das Kollenchym aus dem Grundmeristem hervor, wobei es gewöhnlich gleichfalls vorerst zur Bildung von sekundären Meristemen kommt.

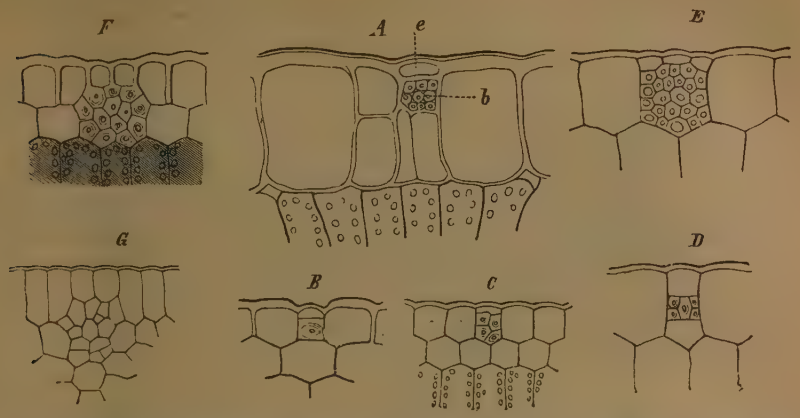


Fig. 74. Protodermale Bastbündel im Querschnitt. *A* Cyperus glaber, Laubblattoberseite; *b* Bastbündel, *e* sekundäre Epidermiszelle. *B* Cyperus glomeratus, protodermale Bastzelle von der Unterseite eines schwachen Hochblattes, darüber die sekundäre Epidermiszelle. *C—G* Papyrus antiquorum. *C* Bastbündel der Hochblattunterseite. *D* Hochblattoberseite, das Bastbündel ist aus einem herausgeschnittenen Mittelstück der schmalen Protodermzelle entstanden. *E* Hochblattoberseite; fast die ganze Protodermzelle ist zu Bast geworden; derselbe wird bloß von drei niederen sekundären Epidermiszellen bedeckt. *F* peripheres Bastbündel aus dem Schafte, welches in seiner oberen Querschnittshälfte protodermalen, in seiner unteren Hälfte grundmeristematischen Ursprungs ist. *G* ein solches Bündel im procambialen Stadium.

VIII. Einrichtungen für besondere mechanische Leistungen.

Zum mechanischen System im weiteren Sinn des Wortes sind anhangsweise auch jene verschiedenen Einrichtungen zu zählen, die zwar mit der Festigung der Pflanze unmittelbar nichts zu tun haben, denen aber doch bestimmte mechanische Aufgaben im Dienste der Pflanze zugeteilt sind. Es handelt sich hierbei zumeist um rein ökologische Leistungen. Ein großer Teil dieser Einrichtungen wird naturgemäß im Abschnitte über das Bewegungssystem besprochen werden. An dieser Stelle sind besonders die verschiedenartigen Haftorgane zu erörtern, wobei vorausgesetzt wird, daß die durch diese Bezeichnung ausgedrückte Funktion die alleinige Leistung der betreffenden Einrichtungen ist.

Zunächst kommen hier die sogenannten Kletterhaare der Schling- und Kletterpflanzen in Betracht, die sehr verschieden gebaut, dabei aber meist so eingerichtet sind, daß sie das Aufwärtsgleiten der wachsenden Stengel längs der Stütze nicht verhindern und nur das Abwärtsgleiten unmöglich machen. Wenn man daher ein solches Stengelorgan, z. B. von Galium Aparine, Apios tuberosa, Humulus, Lupulus, zwischen zwei Fingern faßt und damit abwärts gleitet, so spürt man kaum einen Widerstand; wenn man dagegen aufwärts fährt, so ist die Reibung häufig so groß, daß die Finger am Stengel haften bleiben; die Widerhaken der Kletterhaare sind eben mit der Spitze nach abwärts gekehrt.

Bei Phaseolus vulgaris und multiflorus zeigen die Widerhaken ausnahmsweise keine bestimmte Orientierung. Die Spitze ist zwar häufig nach abwärts,

gegen die Stengelbasis gekrümmt, noch häufiger aber nach aufwärts, zuweilen auch nach der Seite. Es hängt dies wahrscheinlich damit zusammen, daß das

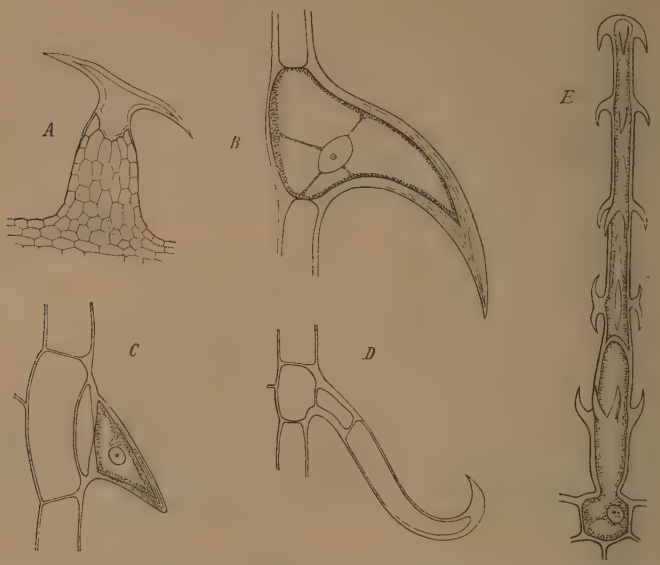


Fig. 75. Kletterhaare, *A* von Humulus Lupulus, *B* von Galium Aparine, *C* von Apios tuberosa, *D* von Phaseolus multiflorus, *E* von Loasa hispida; in letzterem hat sich die kernhaltige untere Hälfte des Protoplasten eingekapselt.

Fig. 76. Ankerhaare der Keimpflanze von Avicennia officinalis.

Kletterhaar am Stengel nicht unverrückbar fixiert ist, sondern eine gewisse Beweglichkeit besitzt. Die eigentliche Haarzelle wird gegen die Basis zu dünnwandig und sitzt einer starren, dickwandigen Stielzelle auf, über der dann mancherlei Biegungen und Drehungen der mit dem Widerhaken versehenen Haarzelle möglich sind (Fig. 75 *D*).

Im einfachsten Fall ist das Kletterhaar einzellig mit umgebogener scharfer Spitze und gegen diese zunehmender Wandverdickung (Galium Aparine, Fig 75 *B*). Bei Humulus Lupulus sitzt das zweischenkelige »Ankerhaar« einem vielzelligen Postamente schräg auf, so daß es gegen abwärts zu von der Stengeloberfläche mehr absteht (Fig. 75 *A*). Sehr vollkommen sind die einzelligen Kletterhaare der Loasaceen gebaut, indem sie quirlig angeordnete kleine, doch scharfe Widerhaken besitzen, die als zarte Membranausstülpungen angelegt werden, im ausgebildeten Zustand aber solide, mit Kalk inkrustierte Verdickungen bilden (Fig. 75 *E*).

Hieran schließen sich die merkwürdigen, von G. Karsten[22]) entdeckten Ankerhaare der Keimpflanzen eines Mangrovebaumes, Avicennia officinalis, die die Verankerung des zu Boden gesunkenen Keimlings

ewerkstelligen. Die Haare treten in überaus großer Anzahl am hypokotylen Stengelglied auf und bestehen aus einer Reihe gestreckter Zellen, deren Außenwände gegen die Haarspitze zu immer dicker werden. Die Endzelle ist hakenförmig umgebogen und mit einer scharfen Spitze versehen (Fig. 76). Zufolge der Dünnwandigkeit der unteren Haarzellen flottiert der Anker frei im Wasser wie der Schiffsanker am Tau, wodurch die schließliche Verankerung ganz wesentlich begünstigt wird.

Eine ganz ähnliche Verankerungseinrichtung hat Fritz Müller[23]) an den Samen einer fast ausschließlich auf den äußersten dünnen Zweigen der Bäume lebenden epiphytischen Bromeliacee, Catopsis nutans, beobachtet. Jedes Haar des als Flugapparat dienenden seidenartigen Haarschopfes des Samens ist nämlich an seinem Ende scharf hakenförmig umgebogen; der Haken ist spitz und dickwandig. So gelingt es den Samen, sich an den meist glatten dünnen Zweigen zu befestigen. Auch bei einer epiphytischen Orchidee, Phygmatidium, fand

Fig. 77. Hakenhaar einer Spelze von Lappago racemosa.

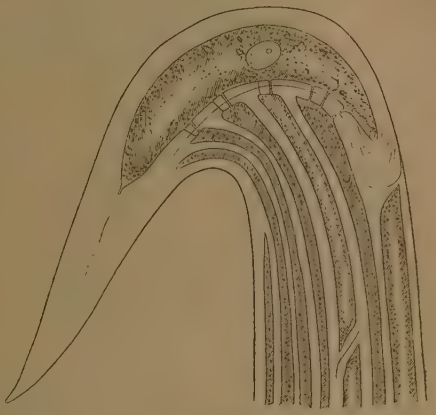


Fig. 78. Oberes Ende eines Hakens der Frucht von Caucalis daucoides.

Fritz Müller die beiden Enden der walzenförmigen kleinen Samen mehr oder minder reichlich mit vorragenden Widerhaken ausgerüstet.

Diesen Einrichtungen schließen sich die so ungemein häufigen widerhakenförmigen oder krallenförmigen Haftorgane der Samen und Früchte an, die als Verbreitungseinrichtungen dienen, indem sie die Samen am Felle von Säugetieren oder am Gefieder von Vögeln befestigen. Auf die verschiedene morphologische Bedeutung dieser Widerhaken kann hier nicht näher eingegangen werden. In den einfachsten Fällen stellen sie echte Haargebilde vor. In anatomischer Hinsicht zeichnen sie sich sämtlich durch die Dickwandigkeit ihrer Elemente aus, wobei diese manchmal die Gestalt von typischen Stereiden annehmen. Wie mannigfaltig und interessant diese Haftorgane gebaut sind, mag an einigen Beispielen gezeigt werden.

An den Früchten von Circaea lutetiana sind es einzellige, dickwandige hakig gekrümmte Haare, die als Verbreitungsmittel dienen. Ihr erweitertes Fußstück wird von einer Rosette aus schmalen, radialgestreckten Epidermiszellen umgeben. — Bei Lappago racemosa (Graminee) sind die gleichfalls einzelligen Hakenhaare der Spelzen mit ihrem langen, spitzen oder stumpfen Fußstück einem becherförmigen, mehrzelligen Postamente eingefügt (Fig. 77).

Bei Caucalis daucoides (Umbellifere) sind die Haken der Teilfrüchte bis 2,5 mm lang und bestehen aus einem schlank kegelförmigen Bündel langgestreckter, dickwandiger Stereiden mit schiefen Querwänden, dem auf der Spitze eine auffallend große, bogig gekrümmte Haarzelle querüber aufsitzt (Fig. 78). Ihr freies den Widerhaken bildendes Ende (der Haarkörper) ist sehr spitz und so stark verdickt, daß das Lumen nur noch einen engen Kanal bildet. In der unteren Hälfte dieser Zelle mit ihrem weiten Lumen befinden sich die Reste eines mächtigen Plasmakörpers. Die dicken Scheidewände gegen das Stereidenbündel zu sind mit zahlreichen Tüpfelkanälen versehen. Ganz ähnlich gebaute Widerhaken hat Wegener an den Früchten von Ranunculus arvensis beobachtet: ein hübsches Beispiel dafür, wie bei systematisch gar nicht verwandten Pflanzenformen die Anpassung an gleiche Aufgaben zu überraschend ähnlichen Konstruktionen führen kann. — Die Widerhaken des Involukrums der Klette (Lappa major) bestehen im wesentlichen nur aus einem zugespitzten und an seinem Ende hakig umgebogenen Stereidenbündel; eine durch Größe und Form ausgezeichnete Hakenzelle, wie bei Caucalis und Ranunculus ist hier nicht vorhanden.

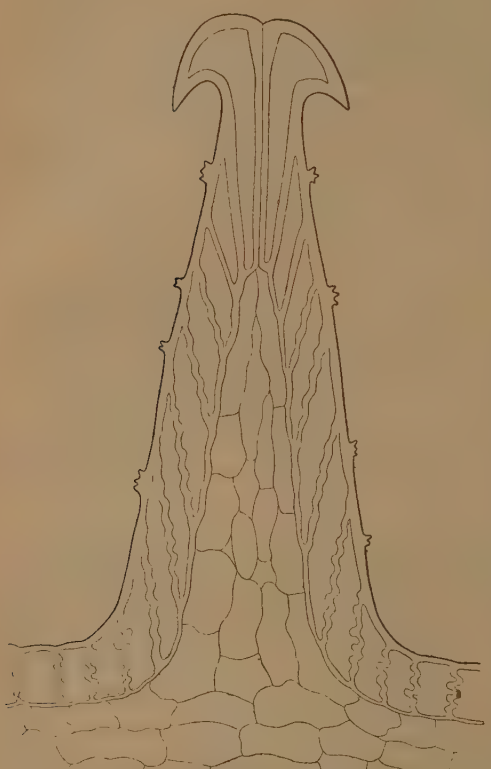


Fig. 79. Längsschnitt durch ein mit Widerhaken versehenes Anhängsel der Frucht von Cynoglossum cheirifolium.

Ziemlich kompliziert sind die mit mehreren Widerhaken versehenen Anhängsel der Früchte von Cynoglossum cheirifolium gebaut. Diese schlank kegelförmigen Anhängsel sind 0,5—0,8 mm lang; ihr zentraler Teil besteht aus zartwandigen Parenchymzellen, die von einem Kegelmantel aus ziemlich

dickwandigen, mit ihrer Längsachse schräg nach außen orientierten Epidermiszellen umgeben sind. Die Seitenwände dieser Zellen sind gewellt, die Außenwände tragen in der Mitte eine zwei- bis mehrzackige, krönchenartige Verdickung, wodurch die Rauhigkeit der Oberfläche erhöht wird. Die den Scheitel des Anhängsels bildenden 4—6 Epidermiszellen sind dickwandig, ihr kurzes freies Ende ist hakig gekrümmt, ihr langes Fußstück besitzt, sowie die angrenzenden Epidermiszellen, nicht undulierte Seitenwände. Die biegungsfeste Konstruktion des ganzen Anhängsels ist sehr ausgeprägt; überhaupt eignet es sich in sehr vollkommener Weise als Haftorgan. — Verschiedene andere interessante Beispiele sind in neuerer Zeit von Wegener beschrieben worden[24]).

Bei einer zweiten Kategorie von Haftorganen wird die Befestigung nicht durch Widerhaken, sondern durch Verklebung oder »Verwachsung« erzielt. Hierher gehören die Haftscheiben oder Haftballen der Ranken verschiedener Ampelopsis-Arten und Bignoniaceen. Bei den ersteren sind die Anlagen zu diesen Befestigungsorganen schon in der noch ungereizten Rankenspitze vorhanden. Auf einen Berührungsreiz hin tritt nun zunächst eine reichliche Schleimabsonderung ein. Die Außenwände der Epidermiszellen verschleimen bis auf die Cuticula und die innerste Membranlamelle. Nach Lengerken[25]) soll auch im Zellumen Schleim gebildet und nach außen abgeschieden werden. Der nach Zerreißung der Cuticula austretende Schleim verklebt die Haftscheibe mit dem Substrate. Außerdem hat aber der Berührungsreiz auch eine ausgiebige Wucherung der Epidermis zur Folge, die mit haarartigen und zottenförmigen Fortsätzen in alle Spalten und Ritzen des Substrats hineinwächst, diese ausfüllt und so ein überaus inniges Festhaften ermöglicht. Auch manche Schmarotzerpflanzen befestigen sich zunächst auf ähnliche Weise am Wirte, bevor sie ihre Haustorien treiben.

Die Befestigung zahlreicher Samen und Früchte am Boden erfolgt durch Schleimzellschichten, auf deren gleichzeitige Bedeutung als wasserspeichernde Gewebe erst im VIII. Abschnitt näher einzugehen sein wird. In Fällen vollkommener Anpassung ist die Samenschale mit Schleimhaaren versehen, wie z. B. bei den Ruellia-Arten. Bei R. strepens sind die Wände in der Weise differenziert, daß die quellungsfähigen Schichten unter einer dünnen Cuticularschicht liegen, die mit zahlreichen nach innen vorspringenden ringfaserförmigen Verdickungen versehen ist. Bei der Quellung richten sich die der Samenschale angepreßten Haare unter mancherlei Windungen steil auf, sie strecken sich um ein beträchtliches und die quellenden Verdickungsschichten bringen bald die Lumina zum fast gänzlichen Verschwinden. Natürlich wird dabei die cuticulare Scheide der Quere nach in einzelne Stücke zerrissen, welche mit ihren Verdickungsringen gleich festen Hülsen die verschleimten Schichten zusammenhalten. Am merkwürdigsten sind aber die zuerst von Kiärksou beobachteten, von Köhne, Klebs und Correns[26]) eingehender untersuchten Schleimhaare an den Samenschalen verschiedener Lythraceen. Man hat es hier nämlich gar nicht mit Haaren im morphologisch-entwickelungsgeschichtlichen Sinne zu tun. Bei Cuphea viscosissima besitzt jede Epidermiszelle der trockenen Samenschale an ihrer vorgewölbten Außenwand eine vielfach gewundene, fadenförmige Membranverdickung, die nach innen vorspringt und das Zellumen fast vollständig

ausfüllt (Fig. 80). Dieser gewundene Faden ist mit spiraligen Einfaltungen versehen, deren Windungen sehr niedrig sind. Bei Wasserzutritt wird das über der Ansatzstelle des Fadens befindliche runde Membranstück der Außenwand wie ein Deckel einseitig abgehoben und der Faden beginnt sich auszustülpen.

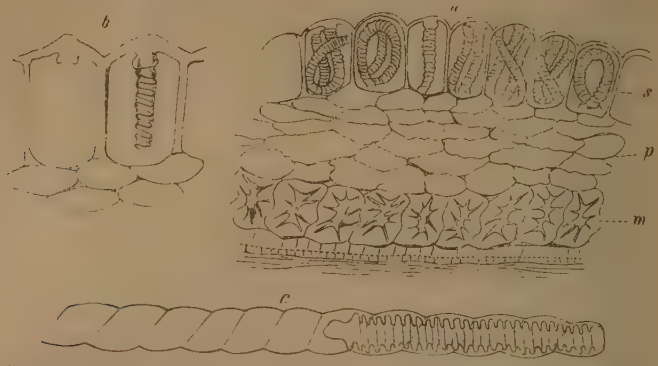


Fig. 80. Schleimhaare der Samenschale von Cuphea petiolata. *a* Querschnitt durch die Samenschale. *s* Epidermis, *p* Parenchym, *m* Hartschicht; *b* zwei Epidermiszellen stärker vergrößert. *c* Stück eines ausgestülpten Haares. Nach Klebs.

So kommt ein »Haar« zustande, dessen Wand von der umgestülpten Außenlamelle des Fadens gebildet wird, die cutinisiert ist, während die quellbare Füllmasse des Fadens nunmehr den Schleimüberzug des Haares bildet. Bei der Ausstülpung des Fadens werden seine spiraligen Falten mehr oder minder ausgeglichen, die Windungen stark auseinandergezogen. Die Triebkraft, welche zur Ausstülpung des Fadens notwendig ist, wird, wie Correns gezeigt hat, durch Quellung einer im Lumen der Zelle vorhandenen Substanz gewonnen, die nach vollendeter Ausstülpung sogar eine gewisse Turgescenz des Haares zu bewirken vermag.

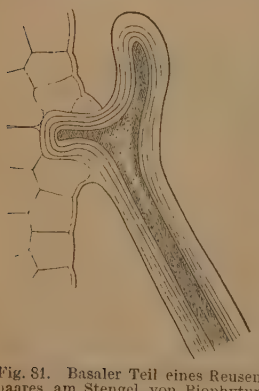


Fig. 81. Basaler Teil eines Reusenhaares am Stengel von Biophytum proliferum.

Eine mechanische Aufgabe besonderer Art haben die sogenannten Reusenhaare zu erfüllen; es kommen hierbei die ökologischen Beziehungen der Pflanze zu auf- und abkriechenden Insekten und anderen kleinen Tieren in Betracht. Schon bei Besprechung der Haargebilde (S. 118) wurde erwähnt, daß namentlich an Stengeln und Blattstielen vieler Pflanzen die steifen Haare schräg abwärts orientiert sind, so daß sie aufkriechenden Insekten ein Hindernis bereiten. Handelt es sich in diesen Fällen um die Abwehr schädlicher Insekten, so sind in den Schläuchen der insektivoren Sarracenien die Reusenhaare dazu bestimmt, das Entweichen der Beute zu verhindern.

Bei Sarracenia purpurea sind an den Schlauchblättern zweierlei Reusenhaare vorhanden. Der lappenförmige über die Kannenmündung vorragende Blatteil

ist auf seiner Oberseite, die der Mündung zugekehrt ist, mit zahlreichen, schräg abwärts orientierten einzelligen Haaren bedeckt, die ein breites Fußstück besitzen und mit auffallenden cuticularen Längsleisten versehen sind; in gleich weiten Abständen erstrecken sich diese von der Basis bis zur Spitze des Haares. Im untersten, engen Teile des Schlauches tritt an den Wänden die zweite Art von Reusenhaaren auf, die viel kleiner sind, doch ebenfalls verdickte Wandungen besitzen. Cuticularleisten sind nicht vorhanden; das Fußstück ist längsgestreckt.

In Fällen vollkommener Anpassung sind die Reusenhaare mit besonderen Arretiervorrichtungen versehen, die verhindern, daß das Haar von dem aufkriechenden Insekt soweit zurückgebogen wird, daß dieses darüber hinwegkriechen kann. Bei Biophytum proliferum tritt nach meinen Beobachtungen[27]) knapp unter jeder Blattrosette am Stengel ein dichter Kranz von schräg abwärts gerichteten steifen Haaren auf, die in großer Zahl unter- und übereinander angeordnet sind. Jedes der einzelligen, ca. 3 mm langen Haare besitzt stark verdickte, geschichtete und verholzte Wände. Das kurze Fußstück ist gleichfalls sehr stark verdickt und weist zahlreiche Tüpfelkanäle auf. Über dem Fußstück besitzt das Haar auf der Oberseite einen stumpfen Fortsatz von wechselnder Länge, der gleichfalls sehr dickwandig und gegen die Stengeloberfläche oft hakenförmig gekrümmt ist (Fig. 81). Wenn ein aufkriechendes Insekt das Haar emporbiegt, so wird das stumpfe Ende des Fortsatzes, der als »Sperrhebel« fungiert, sehr bald auf die Oberfläche des Stengels stoßen und so einem weiteren Zurückbiegen des Haares Widerstand leisten.

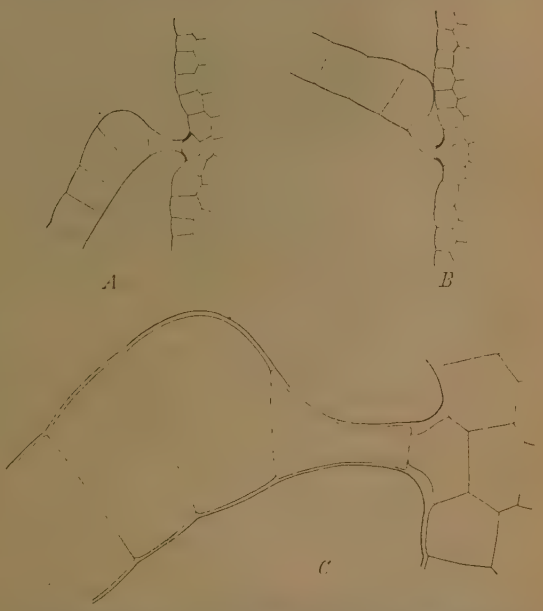


Fig. 82. Untere Partien der Reusenhaare in der Perigonröhre von Aristolochia Clematitis: *A* Normalstellung, *B* Stellung nach der Arretierung, *C* unterer Teil eines Haares bei stärkerer Vergrößerung. Nach Correns.

Auf demselben Konstruktionsprinzip beruht die Arretiervorrichtung der von Hildebrand und besonders genau von Correns untersuchten Reusenhaare in der Perigonröhre von Aristolochia Clematitis[28]). Dieselben dienen bekanntlich dazu, den in den Kessel der protogynischen Blüte eingedrungenen kleinen Fliegen den vorzeitigen Austritt zu verwehren; erst wenn sie nach Öffnung der Antheren

mit frischem Pollen sich beladen haben und die Haare verschrumpft sind, können sie wieder entschlüpfen. Jedes Reusenhaar (Fig. 82) besteht aus drei Teilen: 1. dem zweizelligen Fußstück, dessen obere Zelle eine dicke Außenwand besitzt; 2. einer schmalen, gegen das obere Ende zu sich verbreiternde Gelenkzelle, deren zarte Außenwand sehr dehnbar ist; 3. dem Haarkörper, der eine lange, relativ dünnwandige, stark turgeszierende Zellreihe darstellt. Auf der Oberseite der Basis des Haarkörpers befindet sich ein Buckel, welcher dem »Sperrhebel« der Reusenhaare von Biophytum entspricht. Da das Haar in einer kleinen Grube der Perigonwand sitzt, so genügt dieser Buckel, um beim Hinaufbiegen des Haares durch Anstoßen an den Grubenrand die rechtzeitige Arretierung des Insektes zu bewirken (Fig. 82*B*). Der Haarkörper ist jetzt senkrecht zur Röhrenwand oder etwas schräg aufwärts gerichtet. Da sich die allseits abstehenden Haare gegenseitig verspreizen, so kann das Insekt die Perigonröhre nicht passieren. Der Weg wird erst frei, wenn die Haare absterben und verschrumpfen, wobei die relativ dünnen Längswände wellig verbogen werden und die Querwände aneinanderrücken. Das Zweckmäßige im Bau dieser merkwürdigen Reusenhaare besteht also nicht nur in der Ausbildung einer besonderen Gelenkzelle und einer Arretiervorrichtung, sondern außerdem auch in dem Umstande, daß die Biegungsfestigkeit des Haarkörpers nicht durch dicke Außenwände erzielt wird, was das Einfachste wäre, sondern durch den hohen Turgor eines mit zahlreichen Aussteifungsplatten, den Querwänden, versehenen, dünnwandigen Schlauches. Nur so kann das Haar, nach erfüllter Aufgabe, derart zusammenschrumpfen, daß es das pollenbeladene Insekt am Entweichen nicht mehr hindert.

Anmerkungen.

1) Mit dem Worte »Bast« haben die Pflanzenanatomen bis auf den heutigen Tag sehr verschiedene Dinge bezeichnet. Wie schon im Text erwähnt wurde, bedeutete der Ausdruck Bast ursprünglich die mechanischen Fasern in der Rinde des Dikotylenstammes, also eine bestimmte Gewebeart. So heißt es z. B. bei Kurt Sprengel (Von dem Bau und der Natur der Gewächse, Halle 1812, S. 423): »Der Bast ist die unter der grünen Rinde befindliche, mehrenteils weißliche Schicht, die sich durch einen scheinbar faserigen Bau und durch große Dehnbarkeit, Zähigkeit und Dauerhaftigkeit auszeichnet«.

Die Weiterentwickelung des Begriffes erfolgte nach zwei divergierenden Richtungen. Eine Anzahl namhafter Forscher, wie Link, Kieser, Meyen, hielt an der Auffassung des Bastes als einer bestimmten Gewebeart fest; auf Grund ihrer erweiterten anatomischen Kenntnisse gelangten diese Botaniker zu der Überzeugung, daß das Vorkommen des »Bastes« nicht bloß auf die Rinde des Dikotylenstammes beschränkt ist, sondern daß ganz das gleiche und deshalb auch gleich zu benennende Gewebe in verschiedener Anordnung auch in den Stengeln der Monokotylen vorkommt. In diesem Sinne bespricht z. B. Meyen in seiner Phytotomie (Berlin 1830) die Abbildung eines Längsschnittes aus dem Blatte von Scirpus lacustris mit folgenden Worten: »Daselbst sind größere Holzbündel, die im Innern liegen, kleinere, die mehr nach der Epidermis zu gelagert sind; überall finden sich dazwischen Bastbündel, auch dicht unter der Epidermis. . . .« Es ist demnach nicht richtig, wenn Strasburger in seinem

Werk über die Leitungsbahnen (Vorwort, S. IX) sagt, daß »von jeher die Bezeichnung Bastfasern an die Vorstellung einer bestimmten morphologischen Wertigkeit geknüpft war und somit auch für diese erhalten bleiben muß«. Auch ist es durchaus keine Neuerung, wenn Schwendener und seine Schüler die spezifisch mechanischen Fasern als »Bast« bezeichnen. Schwendener gab bloß eine ungleich präzisere Definition des Begriffes, als sie die obengenannten Forscher aufzustellen vermochten, und diese Präzision wurde vor allem durch Aufstellung des physiologischen Gesichtspunktes ermöglicht.

Die Entwickelung des Begriffes »Bast« schlug aber noch eine zweite Richtung ein. Sie wird durch einen logischen Sprung gekennzeichnet, indem man den Ausdruck Bast von einer bestimmten Gewebeart auf eine bestimmte Geweberegion übertrug. Mit diesem Namen bezeichnete man nunmehr die außerhalb des Verdickungsringes des Dikotylenstammes befindliche Zuwachszone (mit Einschluß der Markstrahlen), in welcher Bast als Gewebeart zwar häufig, aber nicht immer vorkommt. Man unterschied demnach zwischen Hartbast und Weichbast, und faßte unter dem letzteren Begriff die Parenchymzellen, Siebröhren und Cambiformzellen des Bastes (als Geweberegion) zusammen. Vom sekundären Zuwachs des Dikotylen- und Gymnospermenstammes ausgehend, bezeichnete man später auch die gleichartigen Geweberegionen der primären Gefäßbündel als »Bast« oder »Phloem«, und zwar bei den Dikotylen sowohl, wie bei den Monokotylen. So ist aus dem ursprünglich rein histologischen Begriff ein rein topographischer geworden.

Welche dieser beiden Entwickelungsweisen des Begriffes »Bast« den Stempel größerer Konsequenz und Klarheit trägt, braucht wohl nicht näher auseinandergesetzt zu werden.

2) Über die Morphologie der Bastzellen vgl.: Schwendener, Das mechanische Prinzip, 1874, S. 3 ff. de Bary, Vergl. Anatomie, 1877, S. 136 ff. Wiesner, Mikroskopische Untersuchungen usw., S. 24 ff.; Derselbe, Die Rohstoffe des Pflanzenreichs, 2. Aufl., Leipzig 1902, Abschn. 18. v. Höhnel, Über pflanzliche Faserstoffe. Wien 1884; Derselbe, Mikroskopie der technisch verwendeten Faserstoffe, Wien 1887. G. Krabbe, Ein Beitrag zur Kenntniss der Struktur und des Wachsthums vegetabilischer Zellhäute, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XVIII.

Die von Höhnel (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XV, S. 311) beschriebenen Verschiebungen und Knickungen der Bastzellen wurden von Schwendener (Berichte der d. bot. Gesellsch., XII. Jahrg., S. 239 ff.) als Kunstprodukte nachgewiesen, die erst beim Präparieren entstehen. Auch Wiesner ist dieser Ansicht.

3) Vgl. C. v. Nägeli, Theorie der Gährung, München 1879, S. 126.

4) Über das Kollenchym vgl.: Schwendener, Das mech. Princip, S. 3 ff. de Bary, Vergl. Anatomie, S. 126 ff. H. Ambronn, Über die Entwickelungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften des Collenchyms, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XII, 1881. E. Giltay, Sur le collenchyme, Archives Néerlandaises, t. XVII, 1883. C. van Wisselingh, Contribution à la connaissance du collenchyme, ebenda, t. XVII, 1883. Carl Müller, Ein Beitrag zur Kenntniss der Formen des Collenchyms, Berichte der d. bot. Gesellsch., Bd. VIII, 1890. Jonas Cohn, Beiträge zur Physiologie des Collenchyms, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXIV. G. Funk, Beiträge zur Kenntnis der mechanischen Gewebesysteme in Stengel und Blatt der Umbelliferen, Beihefte z. Bot. Centralblatt, Bd. XXIX, Abt. I, 1912.

Die Behauptung Bokornys, daß das Kollenchym ein wasserleitendes Gewebe sei, sowie die Ansicht C. Müllers, der das Kollenchym in erster Linie als ein wasserspeicherndes Gewebe bezeichnet, sind bereits von Strasburger (Leitungsbahnen, S. 557 ff.) und J. Cohn widerlegt worden. Ich habe daher keine Veranlassung gehabt, im Texte darauf näher einzugehen.

5) Obwohl es zwischen Sklerenchymzellen und Bastzellen mancherlei Übergänge gibt, so sind diese doch lange nicht so häufig, um die Zusammenfassung dieser beiden so verschiedenartigen Zellformen unter den gemeinsamen Begriff des Sklerenchyms zu rechtfertigen. Tut man dies (gleich Sachs, de Bary u. a.), so bleibt als einziges Kriterium eines Sklerenchymelementes seine Dickwandigkeit übrig, ein Merkmal, das für sich allein um so vager ist, als die Dickwandigkeit nicht einmal immer in erster Linie eine mechanische Bedeutung hat. Abgesehen von dem Merkmal der Dickwandigkeit sind aber die morphologischen und physikalischen Eigenschaften der typischen Bastzellen von jenen der typischen Sklerenchymzellen so sehr verschieden, daß nichts näher liegt, als ihre begriffliche Trennung. Dieselbe Ansicht vertritt auch Wiesner in seinen »Elementen der Anatomie und Physiologie der Pflanzen«. Wien 1881, S. 262: »Die exzeptionelle Zugfestigkeit und das hohe Tragvermögen,

die Biegsamkeit, Farblosigkeit, die ganz auffallend geringe chemische Metamorphose der Membranen der Bastzellen — sie zeigen ja zumeist direkt die Zellulosereaktion; all dies unterscheidet die Bastzellen auf das augenfälligste von den harten, starren, verholzten, sich alsbald bräunenden Sklerenchymzellen.« Damit ist der große Unterschied zwischen Bast und Sklerenchym treffend gekennzeichnet.

Über das Sklerenchym vgl.: de Bary, Vergl. Anatomie, S. 133 ff. A. Tschirch, Beiträge zur Kenntniss des mechanischen Gewebesystems der Pflanzen, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XVI, S. 303 ff.; Derselbe, Angewandte Pflanzenanatomie, Wien u. Leipzig 1889, S. 300 ff. H. Potonié, Kosmos, Bd. VIII, S. 33 ff. G. Haberlandt, Über die Entwickelungsgeschichte und den Bau der Samenschale bei der Gattung Phaseolus, Sitzungsber. der Wiener Akademie, Bd. LXXV, I. Abth., 1877; Derselbe, Zur Anatomie der Begonien, Mittheil. des naturw. Vereines für Steiermark, 1887. H. Solereder, Systematische Anatomie, S. 919 ff. Über die Ausfüllung der Spalten des gesprengten Bastringes mit Sklerenchymzellen vgl. außer der oben zitierten Abhandlung von Tschirch noch: E. Schwabach, Über die Vorgänge bei der Sprengung des mechanischen Ringes bei einigen Lianen, Bot. Centralbl., Bd. LXXVI, 1898. H. Devaux, Mém. de la Soc. des sc. phys. et nat. de Bordeaux, 5 S. T. V, 1899. C. H. Schellenberg, Zur Entwickelungsgeschichte des Stammes von Aristolochia Sipho, Schwendener-Festschrift, 1899. H. Vöchting, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXIV, 1899. L. Kny, ebenda, Bd. XXXVII, 1901. K. Gaedecke, Das Füllgewebe des mechanischen Ringes, Inauguraldissertation, Berlin 1907.

Strasburger (Leitungsbahnen, S. 77) spricht den Sklerenchymzellen in der Rinde der Lärche, Fichte und Edeltanne und im Fruchtfleisch der Birne jede mechanische Bedeutung ab und glaubt annehmen zu sollen, daß die Lebensvorgänge, die sich in den stärkeleitenden Zellen abspielen, notwendig auch zur Bildung und Ablagerung von Zellulose führen müssen, die dann in den sich verdickenden Wänden der Sklerenchymzellen als Nebenprodukt abgelagert wird. Daß die Pflanze ein Kohlehydrat, also einen plastischen Baustoff, als nutzloses Nebenprodukt ablagern soll, ist aber von vornherein ebenso unwahrscheinlich, als die Vermutung, daß bei der Leitung der Kohlehydrate Zellulosebildung und -ablagerung stattfinden müsse.

6) S. Schwendener, Mechanisches Princip, S. 9—16. Vgl. ferner: Th. v. Weinzierl, Beiträge zur Kenntniss von der Festigkeit und Elastizität vegetabilischer Gewebe und Organe, Sitzungsber. der Wiener Akademie, Bd. LXXVI, I. Abth., 1877. Fr. Haberlandt, Versuche über die Tragfähigkeit und Elastizität der Bastbänder gerösteter Hanfpflanzen, Forschungen auf dem Gebiete der Agriculturphysik, herausgeg. von Wollny, Bd. I, 5. Heft. G. Firtsch, Über einige mechanische Einrichtungen im anatomischen Bau von Polytrichum juniperinum, Berichte der deutschen bot. Gesellsch., Bd. I, 2. Heft, 1883. Sonntag, Landwirtsch. Jahrbücher, Bd. XXI, 1892. Schwendener, Berichte der deutschen bot. Gesellsch., XII. Jahrg., 1894, S. 239. Wiesner, Rohstoffe des Pflanzenreiches, 2. Aufl., 18. Abschn. Sonntag, Die duktilen Pflanzenfasern, der Bau ihrer mechanischen Zellen und die etwaigen Ursachen der Duktilität, Flora, Bd. XCIX, 1909.

7) Die mechanischen Bauprinzipien, welche die Anordnung des Stereoms beherrschen, sind von Schwendener in seinem schon wiederholt zitierten Werk aufgedeckt worden. Die von A. Detlefsen in seiner Abhandlung »Über die Biegungselastizität von Pflanzentheilen«, Arbeiten des bot. Institutes in Würzburg, Bd. III, dagegen erhobenen Einwürfe hat Schwendener in seiner Abhandlung »Zur Lehre von der Festigkeit der Gewächse«, Sitzungsberichte der Berliner Akademie, Bd. XLVI, 1884, widerlegt. — Schwendeners Untersuchungen beziehen sich zunächst auf das mechanische System der Vegetationsorgane. Bemerkenswerte Beobachtungen über das Skelettsystem der Blüte, speziell des Kelches und der Krone, hat J. Herzog (Über die Systeme der Festigung und Ernährung in der Blüte, Inauguraldissertation, Freiburg i. d. Schweiz 1902) angestellt.

8) H. Potonié, Das mechanische Gewebesystem der Pflanzen, Kosmos, VI. Jahrg., 1882, S. 181 ff.

9) E. Stahl, Regenfall und Blattgestalt, Annales du Jardin bot. de Buitenzorg, vol. XI, 1893, p. 172. Vgl. dazu H. Koop, Anatomie des Palmenblattes, Beihefte zum Bot. Centralbl., Bd. XXII, 1. Abt., 1907. Koop meint, daß die Biegungsfähigkeit des Palmenblattes schon durch die geringe Dicke und Trägerhöhe gewährleistet ist. Wäre dies der Fall, so wäre

nicht einzusehen, weshalb in so vielen Palmenblättern die Baststränge von der Epidermis hinweg gegen das Blattinnere zu rücken.

10) G. Worgitzky, Vergleichende Anatomie der Ranken, Flora, LXX. Jahrg., 1887, Nr. 1—6.

11) A. Magócsy-Dietz, Das Diaphragma in dem Marke der dikotylen Holzgewächse, Math. u. naturw. Berichte aus Ungarn, Bd. XVII, 1901.

12) M. Westermaier, Beiträge zur Kenntniss des mechanischen Gewebesystems, Monatsberichte d. k. Akad. d. Wissensch. in Berlin, 1881, S. 67 ff.; Derselbe, Über gelenkartige Einrichtungen an Stammorganen, Mittheil. d. naturf. Gesellsch. in Freiburg (Schweiz), 1901.

13) Vgl. Westermaier und Ambronn, Beziehungen zwischen Lebensweise und Struktur der Schling- und Kletterpflanzen, Flora, 1881.

14) E. Warming, Tropische Fragmente, II. Rhizophora Mangle L., Englers Botanische Jahrbücher, Bd. IV, 5. Heft, 1883.

15) Im Anschluß an meine bereits in der 1. Auflage mitgeteilten Beobachtungen über die Festigung des Blattrandes hat R. Hintz in einer größeren Abhandlung »Über den mechanischen Bau des Blattrandes mit Berücksichtigung einiger Anpassungserscheinungen zur Verminderung der localen Verdunstung« (Nova acta der k. Leop. Car. Akademie, Bd. LIV, 1889) zahlreiche neue Beispiele besprochen. Vgl. auch C. Lippitsch, Über das Einreissen der Laubblätter der Musaceen und einiger verwandter Pflanzen, Österr. bot. Zeitschrift, Jahrg. 1889.

16) Von Sachs (Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., S. 57) werden als Schutzeinrichtungen gegen das Einreißen vor allem die bogenförmigen Randverbindungen der Seitenrippen angesprochen, welche bei größeren und zarten Blättern oft mehrere Etagen bilden. »Der Blattrand ist dann vergleichbar einem aus zwei oder drei Bogenetagen aufgebauten Eisenbahnviadukt, eine Vergleichung, die (nach der Ansicht von Sachs) keineswegs eine bloß äußerliche oder formale ist, sondern die Sache selbst vollständig bezeichnet; denn die eben beschriebene, mechanische Einrichtung der Nervatur hat einen ähnlichen mechanischen Sinn, wie die Bogenpfeiler einer Brücke.« Dagegen ist nun zu bemerken, daß diese von Sachs angeführte Vergleichung allerdings bloß eine äußerliche ist. Denn der Eisenbahnviadukt wird von dem darüber fahrenden Zuge von oben her auf Gewölbefestigkeit beansprucht, wogegen das Blatt vom Winde senkrecht zur Ebene, in der die Bögen liegen, auf Schubfestigkeit in Anspruch genommen wird. Der Blattrand müßte daher ebenfalls von der schmalen Kante her gedrückt werden, damit seine Konstruktionsbedingungen denjenigen eines Eisenbahnviaduktes ähnlich wären. Eine derartige Beanspruchung des Blattrandes findet aber niemals statt.

17) C. Müller, Über den Bau der Commissuren der Equisetenscheiden, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XIX, S. 497 ff.

18) Th. A. Knight, Sechs pflanzenphysiol. Abhandlungen, übersetzt und herausgegeben von H. Ambronn, Ostwald's Klassiker der exakten Wissenschaften, Nr. 62, Leipzig 1895, S. 29 f. M. Treub, Annales du Jardin bot. de Buitenzorg, vol. III. W. Pfeffer, Über den Einfluss von Zugkräften auf die Festigkeit und die Ausbildung mechanischer Gewebe in Pflanzen, Berichte der Sächs. Akad. d. Wissensch., Jahrg. 1891, S. 638 ff. W. Wiedersheim, Über den Einfluss der Belastung auf die Ausbildung von Holz- und Bastkörper bei Trauerbäumen, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVIII, 1902. H. Vöchting, Zur experimentellen Anatomie, Nachrichten der Gesellsch. d. Wiss. zu Göttingen, Math.-phys. Klasse, 1902. O. M. Ball, Der Einfluß von Zug auf die Ausbildung von Festigungsgewebe, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXXIX, 1903. H. Bücher, Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induktion, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIII, 1906. H. Vöchting, Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenhörpers, Tübingen 1908.

19) Fr. Haberlandt, Versuche über die Tragfähigkeit und Elastizität der Bastbänder gerösteter Hanfpflanzen, Forschungen auf dem Gebiete der Agriculturphysik, herausgeg. von Wollny, Bd. I, S. V ff. G. Kohl, Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe, Braunschweig 1886, S. 90 ff.

20) N. Wille, Bidrag til Algernes physiologiske Anatomi, K. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, Bd. XXI, Nr. 12, 1885.

21) G. Haberlandt, Entwickelungsgeschichte des mechanischen Gewebesystems der Pflanzen, Leipzig 1879. H. Ambronn, Über die Entwickelungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften des Collenchyms, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XII, 1881.

22) G. Karsten, Über die Mangrove-Vegetation im malayischen Archipel, Bibliotheca botanica, Heft 22, 1891.

23) Fritz Müller, Die Keimung einiger Bromeliaceen, Berichte der deutsch. bot. Ges., XIII. Jahrg., 1895; Derselbe, Orchideen von unsicherer Stellung, ebenda, XIII. Jahrg., 1895.

24) R. Wegener, Untersuchungen über den Bau der Haftorgane einiger Pflanzen, Beihefte zum Bot. Centralblatt, Bd. XXXI, 1. Abt., 1914.

25) A. v. Lengerken, Die Bildung der Haftballen an den Ranken einiger Arten der Gattung Ampelopsis, Bot. Ztg., 1885.

26) G. Klebs, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung, Untersuchungen aus dem bot. Institut zu Tübingen, Bd. I, 1885. C. Correns, Über die Epidermis der Samen von Cuphea viscosissima, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., X. Jahrg., 1892.

27) G. Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perzeption mechanischer Reize, 2. Aufl., Leipzig 1906, S. 117, 118.

28) F. Hildebrand, Über die Befruchtung von Aristolochia Clematitis, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. V. C. Correns, Beiträge zur biologischen Anatomie der Aristolochia-Blüte, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXII, 1891.

Fünfter Abschnitt.

Das Absorptionssystem.

I. Allgemeines.

Alle Stoffe, welche die Pflanze von außen aufnimmt, müssen sich im flüssigen oder gelösten Zustande befinden, um absorptionsfähig zu sein. Allerdings kann die Pflanze durch ausgeschiedene Säuren und Enzyme auch feste Körper absorptionsfähig machen; bei der Keimung endospermhaltiger Samen oder dem »Verdauungsprozesse« der insektenfressenden Pflanzen kommen derartige Vorgänge in sehr ausgesprochener Weise zur Geltung. Allein in solchen Fällen handelt es sich immer nur um Vorgänge, welche sich außerhalb der Pflanze vollziehen und die Stoffaufnahme bloß vorbereiten. Denn in das Innere einer lebenden Pflanzenzelle kann ein fremder Körper, wenn wir von den Befruchtungsvorgängen und der Nahrungsaufnahme der Myxomyceten absehen, nur auf diosmotischem Wege gelangen.

Unter den von der Pflanze aufgenommenen Stoffen spielt das Wasser eine besondere, eigenartige Rolle. Verhältnismäßig gering ist die Wassermenge, welche die für den Aufbau der organischen Substanzen notwendigen Elemente Wasserstoff und Sauerstoff liefert, die also die Bedeutung eines Nährstoffes besitzt. Größer ist schon jenes Wasserquantum, das als »Vegetationswasser« die Imbibitionsflüssigkeit des Protoplasmas, der Zellwände, Stärkekörner usw. bildet und den Hauptbestandteil des Zellsaftes ausmacht. Weitaus am größten ist jedoch jene Wassermenge, die von den transpirierenden Landpflanzen zur Deckung der Transpirationsverluste absorbiert wird.

Alle übrigen Stoffe, welche die Pflanze unter normalen Verhältnissen aufnimmt, haben für sie betreffs ihres Nährwertes entweder die Bedeutung von notwendigen Nährstoffen, oder sie sind für das Leben des Organismus belanglos und gelangen bloß deshalb in die Pflanze, weil diese trotz des Wahlvermögens, das sie besitzt, nicht imstande ist, den für ihre Ernährung unnötigen Stoffen die Aufnahme zu verwehren.

Betrachten wir zunächst die im Wasser lebenden grünen Pflanzen, z. B. die ein- und mehrzelligen Algen. Das umgebende Medium stellt eine genügend konzentrierte Nährlösung vor, der kein notwendiger Nährstoff fehlt, und die Pflanze kann deshalb mit ihrer gesamten Oberfläche Nahrung aufnehmen. Ein besonderes Absorptionsgewebe ist unter solchen Umständen

meist überflüssig, und wenn wir an verschiedenen Algen wurzelähnliche Organe ausgebildet sehen, so sind diese wohl niemals mit den Wurzeln der Landpflanzen auf gleiche Stufe zu stellen; sie dienen vielmehr ausschließlich als Haftorgane und spielen demnach bloß eine mechanische Rolle.

Wesentlich anders gestalten sich die Verhältnisse für die grünen Landpflanzen. Diese beziehen Wasser und Nahrung teils aus der Luft, die sie umspült, teils aus dem Erdreich, in dem sie wurzeln. Die Atmosphäre liefert ihnen in der Regel nur einen einzigen, aber sehr wichtigen Nährstoff, die Kohlensäure, die in den grünen Zellen unter dem Einflusse des Lichtes zersetzt wird, und deren Kohlenstoff dem Assimilationsprozeß anheimfällt. Hinsichtlich der Aufnahme dieses einzelnen Nährstoffes wiederholt sich dasselbe Verhältnis, das wir schon bei Besprechung der submersen Pflanzen kennen lernten: die ganze Oberfläche der assimilierenden Organe absorbiert Kohlensäure, wie dies bei den Blättern der Laubmoose der Fall ist; und wenn die äußere Oberfläche hierzu nicht ausreicht oder nicht geeignet ist, so wird durch Ausbildung eines Durchlüftungssystems die notwendige Oberflächenvergrößerung im Innern der Pflanze bewerkstelligt. Die Aufnahme der Kohlensäure fällt also unter den allgemeinen Gesichtspunkt des Gaswechsels, gleichwie die Absorption des Sauerstoffs, der beim Atmungsprozesse verbraucht wird. Ein besonderes Absorptionsgewebe für Kohlensäure, von welchem sie in gelöstem Zustande zu den Orten ihrer Verwertung geleitet würde, ist nicht bekannt.

Aus dem Erdboden beziehen die grünen Landpflanzen vor allem das Wasser und mit diesem die Nährsalze; sie besitzen zu diesem Behufe nicht nur ein bestimmtes Organsystem, die Wurzeln, sondern an diesen auch ein speziell zum Zwecke der Stoffaufnahme ausgebildetes Gewebesystem, welches die »Epidermis« im rein topographischen oder entwickelungsgeschichtlichen Sinne vorstellt.

Abweichungen von diesen typischen Verhältnissen der grünen Landpflanzen kommen nicht selten vor und beruhen zumeist auf der besonderen Lebensweise, auf den Eigentümlichkeiten von Klima und Standort, an welche sich die betreffenden Pflanzen angepaßt haben. Die häufigste dieser Abweichungen besteht in der Fähigkeit, mittels oberirdischer Organe, speziell der Laubblätter, Wasser aufzunehmen. Schon bei den Moosen spielt diese Art der Wasseraufnahme eine bedeutende Rolle; doch auch bei den Phanerogamen ist sie sehr verbreitet. Allerdings muß man dabei zwei Abstufungen unterscheiden. Bei vielen Pflanzen vermögen die welken Blätter Wasser aufzunehmen, weil eben die Epidermisaußenwände trotz ihrer Cutinisierung für Wasser nicht vollkommen impermeabel sind. In diesen Fällen kann es sich bloß um eine mehr nebensächliche Erscheinung handeln, aus der die Pflanze wohl hin und wieder Vorteil zieht, auf die sie aber bei der Einrichtung ihres normalen Haushaltes keine Rücksicht nimmt. Bei manchen Epiphyten dagegen, speziell den Bromeliaceen, ferner bei Wüsten- und Steppenpflanzen, hängt die ganze Existenz der Pflanze von der Fähigkeit ab, das bei Regen- und Taufall dargebotene Wasser schon mittels der Laubblätter aufzunehmen. Dann werden aber auch eigene Saugapparate ausgebildet, welche nicht selten einen sehr komplizierten und zweckmäßigen Bau zeigen.

Bei den epiphytischen Orchideen und Aroideen sind es die Luftwurzeln, die in der sogenannten Wurzelhülle ein zur Aufsaugung von Tau- und Regenwasser und vielleicht auch zur Kondensation des Wasserdampfes bestimmtes Absorptionsgewebe besitzen.

Wenden wir uns jetzt den nichtgrünen Pflanzen zu, vor allem den Pilzen. Infolge ihres Chlorophyllmangels sind sie auf organische Nahrung angewiesen und leben demnach als Saprophyten oder Parasiten. Im einfachsten Falle wird auch hier die Stoffabsorption mittels der ganzen Oberfläche des Pflanzenkörpers bewerkstelligt; hierher gehören z. B. die Hefe- und Spaltpilze. Sobald aber eine höhere Entwickelungsstufe erreicht wird, tritt Arbeitsteilung ein, und die zu Fortpflanzungszwecken dienenden Organe sondern sich von den rein vegetativen Teilen. Nur diese fungieren als Aufnahmsorgane und lösen sich in den Fällen vollkommenster Anpassung gänzlich in Absorptionsgewebe auf. Das Fadenmycel so vieler Pilze ist seiner Hauptfunktion nach ein solches Absorptionsgewebe, und auch bei einigen phanerogamen Schmarotzern reduziert sich der ganze vegetative Teil der Pflanze auf dieses Gewebesystem.

Eine besondere Stellung zwischen den grünen und nichtgrünen Pflanzen nehmen die Embryonen und Keimpflänzchen der ersteren ein, solange sie von den organischen Baustoffen zehren, welche die Mutterpflanze für sie produziert hat. In Fällen vollkommenerer Anpassung kommt es auch hier vor, daß die Nährstoffaufnahme besonderen Saugorganen übertragen ist, die, wenn sie vielzellig sind und einen größeren Umfang erreichen, gewöhnlich mit einem besonderen Absorptionsgewebe ausgerüstet erscheinen.

Aus der vorstehenden allgemeinen Übersicht geht schon deutlich hervor, wie sehr in der Ausbildung des Absorptionssystems sich einesteils die allgemeinen Ernährungsverhältnisse widerspiegeln, und andernteils auch die besondere Lebensweise, die Standortsverhältnisse zum Ausdrucke kommen.

Wir können jetzt auch bereits die allgemeinen Merkmale des Absorptionssystems kennzeichnen. Sein anatomischer Bau wird vor allem von dem Prinzip der Oberflächenvergrößerung beherrscht sein; denn die Größe der Oberfläche steht ceteris paribus zu der Menge der auf osmotischem Wege aufgenommenen Nährstoffe in geradem Verhältnis. Was ihre Anordnung betrifft, so müssen die Absorptionsgewebe natürlich peripher gelagert sein und aus oberflächlichen Zellagen bestehen. Dazu kommt als drittes Merkmal die Zartwandigkeit ihrer Elemente, welche die Aufnahme der Nährstoffe erleichtert. Lokale, aussteifende Membranverdickungen sind damit natürlich nicht ausgeschlossen. Als ein rein physiologisches Kennzeichen lebender Absorptionsgewebe, das aber sehr bezeichnend und wichtig ist, muß schließlich die Fähigkeit zur Bildung und Ausscheidung von Säuren oder Enzymen angesprochen werden, durch welche die Lösung der zu absorbierenden Nährstoffe beschleunigt oder überhaupt erst ermöglicht wird.

II. Die Absorption der anorganischen Stoffe.

A. Das Absorptionsgewebe der Bodenwurzeln.

Die im Erdreich sich ausbreitenden Wurzeln der grünen Landpflanzen, denen sich auch manche Stamm- und Blattorgane gleicher Funktion anschließen, ferner die Wurzeln der Wassergewächse sind mit einem im wesentlichen gleichartigen Absorptionsgewebe ausgerüstet, das die Aufnahme des Wassers und der in ihm gelösten Nährsalze zu besorgen hat. Bei der Schilderung dieses Absorptionsgewebes wollen wir stets von den Bodenwurzeln ausgehen.

Das im Erdreich sich verästelnde Wurzelsystem nimmt nicht mit seiner ganzen Oberfläche Stoffe auf. Die Untersuchung lehrt vielmehr, daß nur die jüngsten Seitenwurzeln mit einem funktionierenden Absorptionsgewebe versehen sind, und selbst hier beschränkt sich das Vorkommen dieses Gewebes auf eine mehr oder minder lange Zone, die hinter der wachsenden Wurzelspitze beginnt und gegen die älteren Wurzelpartien zu endigt, d. h. abstirbt und abgestoßen wird. Wenn das Absorptionsgewebe in seiner häufigsten Ausbildung, mit »Wurzelhaaren« versehen, auftritt, so läßt sich sein beschränktes Vorkommen durch einen sehr einfachen Versuch demonstrieren. Man braucht bloß die Pflanze mit ihren Wurzeln vorsichtig aus der Erde zu heben und die anhaftenden Bodenteilchen durch Schütteln und Abspülen zu entfernen. Letzteres gelingt nur an den Wurzelspitzen, die glatt und weiß erscheinen, sowie an den oft gebräunten älteren Partien. Die durch das Vorhandensein des Absorptionsgewebes ausgezeichneten Zonen dagegen halten die mit den Wurzelhaaren verwachsenen Bodenpartikelchen fest und sind so von höschenartigen Erdhüllen umkleidet.

Das Absorptionsgewebe besteht aus einer einzigen oberflächlichen Zellage: es stellt die Epidermis der Wurzel im rein morphologischen Sinne vor. Seine Zellen sind parallel zur Wurzelachse gestreckt, ihr wandständiger Plasmaschlauch ist mäßig entwickelt. Die Wände sind in der Regel dünn und zart. Dies gilt natürlich auch für die Außenwände, welche die absorbierende Oberfläche bilden. Dementsprechend entbehren sie auch der Cuticula, an deren Stelle meist eine Schleimlamelle tritt. Die darunter befindlichen Schichten der Außenwände bestehen aus Zellulose, die nach Kroemer bisweilen verholzt oder mit Schutzstoffen unbekannter Natur infiltriert ist.

Je nach der Flächenentwickelung der Außenwände lassen sich zwei Ausbildungsstufen des Absorptionsgewebes unterscheiden. Auf der ersten Stufe genügt der Pflanze die durch zahlreiche Wurzeln bedingte Oberflächenentfaltung; die Außenwände der Absorptionszellen sind eben, oder nur schwach gewölbt, und die absorbierenden Wurzelpartien demnach von glatter Beschaffenheit. Auf der zweiten Stufe dagegen müssen auch noch die Außenwände zur Oberflächenvergrößerung beitragen, sie zeigen die als »Wurzelhaare« bekannten Ausstülpungen; dieses ist das typische Absorptionsgewebe der Wurzeln.

Der Typus des haarlosen Absorptionsgewebes wird für die Pflanze ausreichend sein, wenn die Aufnahme von Wasser und Nährsalzen unter so günstigen Bedingungen vor sich geht, daß eine Vergrößerung der absorbierenden

Oberfläche durch Wurzelhaare überflüssig wird. Dies ist der Fall bei Sumpf- und Wasserpflanzen; so sind z. B. die Wurzeln von Butomus umbellatus, Caltha palustris, Hippuris vulgaris, Lemna minor, Nymphaea alba, Pistia stratiotes u. a. vollkommen haarlos, während bei anderen hierher gehörigen Pflanzen, namentlich solchen, die zeitweise auch auf trocknerem Boden leben müssen, das Absorptionsgewebe allerdings mit Wurzelhaaren versehen ist (Scirpus silvaticus, Carex paludosa).

Die erste und zweite Ausbildungsstufe des Absorptionsgewebes sind übrigens durch mancherlei Übergänge miteinander verbunden; wie sehr in dieser Hinsicht die jeweiligen biologischen Bedürfnisse der Pflanze maßgebend sind, geht aus dem Umstande hervor, daß bei ein und derselben Spezies, ja selbst an ein und demselben Individuum, je nach Bedarf der eine oder der andere Typus des Absorptionsgewebes zur Ausbildung kommen kann. So gibt es z. B. verschiedene Wasserpflanzen, wie Eloda canadensis, Nuphar luteum, Acorus Calamus und Cicuta virosa, denen die Wurzelhaare im Wasser vollkommen fehlen, während sie beim Eindringen der Wurzeln in Erde sich reichlich einstellen.

Wir gehen nunmehr zu dem mit Wurzelhaaren versehenen Absorptionsgewebe über[1]). Das Hauptinteresse konzentriert sich hier auf die erwähnten Haarbildungen, welche fast die alleinigen Träger der Funktion des ganzen Gewebes sind.

Die Wurzelhaare verdanken, wie schon mehrmals erwähnt wurde, dem Prinzip der Oberflächenvergrößerung ihre Entstehung. Der hierdurch erzielte Gewinn an aufnehmender Oberfläche ist sehr beträchtlich; Schwarz hat ihn ziffermäßig nachgewiesen, indem er bei verschiedenen Pflanzen die Zahl der Haare auf 1 qmm Wurzelfläche bestimmte, sodann ihre Länge und Dicke maß und hiernach die Gesamtoberfläche der Wurzel für 1 mm Länge berechnete. Die Oberfläche einer im feuchten Raume gewachsenen behaarten Maiswurzel ist hiernach 5,5 mal größer als die Oberfläche einer unbehaart gedachten Wurzel. Bei Erbsenwurzeln, gleichfalls im feuchten Raume gewachsen, stellt sich dieses Verhältnis wie 12,4 : 1, bei den Luftwurzeln von Scindapsus pinnatus wie 18,7 : 1, bei den im Wasser gewachsenen Nebenwurzeln von Trianea bogotensis wie 6,63 : 1. Man darf übrigens nicht meinen, daß es sich hier um feste Verhältnisse handle, welche den einzelnen Pflanzenarten eigentümlich sind. Die Oberflächenvergrößerung durch Produktion von Wurzelhaaren hält vielmehr gleichen Schritt mit den Feuchtigkeitsverhältnissen des Bodens, so zwar, daß bei größerer Feuchtigkeit, d. i. bei erleichterter Zufuhr von Wasser und Nährstoffen, die Zahl und Länge der Wurzelhaare entsprechend abnimmt. Dies kann so weit gehen, daß die Haarbildung im Wasser vollständig unterbleibt, und ein Rückschlag des Absorptionsgewebes zum ersten Typus eintritt. Dies ist nach Schwarz z. B. bei Allium Cepa, Cicer arietinum, Cucurbita pepo, Helianthus annuus, Phaseolus communis und multiflorus, Ricinus communis, Zea Mais u. a. der Fall. Andererseits bedingt eine geringere Feuchtigkeit des Bodens wegen der erschwerten Wasser- und Nährstoffaufnahme eine erhöhte Produktion von Wurzelhaaren. Wenn schließlich bei zu großer Trockenheit die Bildung von Wurzelhaaren wieder vermindert oder ganz unterdrückt wird, so ist dies eben nur der Ausdruck ungünstiger Vegetationsbedingungen, eine pathologische Verkümmerung. Unter normalen Vegetationsverhältnissen aber hat die Pflanze in

hohem Grade die Fähigkeit, die Ausbildung ihrer Wurzelhaare den jeweiligen Umständen entsprechend zu regulieren.

Eine reiche Behaarung der Wurzeln setzt die Möglichkeit voraus, daß sämtliche Absorptionszellen zu Wurzelhaaren auswachsen können. Die Zahl der Wurzelhaare ist dann eine sehr beträchtliche. Nach Zählungen von Schwarz befanden sich auf einem millimeterlangen Wurzelstücke von Zea Mais (bei Wachstum im feuchten Raume) durchschnittlich 1925 Haare, was bei einem Durchmesser der Wurzel von 1,44 mm die Zahl von 425 für den qmm ergibt. Ein gleichlanges Wurzelstück von Pisum sativum besaß unter gleichen Verhältnissen 1094 Haare, d. i. 232 auf dem qmm. Die Absorptionszellen behalten übrigens ihre Fähigkeit zur Haarbildung nur kurze Zeit, so daß zwischen den bereits vorhandenen Haaren neue Haare wahrscheinlich niemals interkalar entstehen können. Die Anlegung der Wurzelhaare erfolgt also nach den vorliegenden Beobachtungen bloß in akropetaler Reihenfolge.

Bei verschiedenen Pflanzen, besonders Wassergewächsen, ist die Fähigkeit, Wurzelhaare zu bilden, an ganz bestimmte Absorptionszellen gebunden, die sich meist auffallend von den haarlosen Nachbarzellen unterscheiden. Bei Nuphar luteum, Sagittaria sagittaefolia, Elodea canadensis u. a. sind die haarbildenden Zellen bedeutend kürzer, als die übrigen, von denen sie frühzeitig schon durch Querwände abgetrennt werden. Im Gegensatze hierzu fand Kny bei Hydromistria stolonifera und Hydrocharis morsus ranae, daß die zur Haarbildung präformierten Zellen sich schon unter der Wurzelhaube durch ihren größeren Umfang und ihre Tiefe auszeichnen. Bei gewissen Eriocauleen (Paepalanthus) und Juncaceen teilen sich nach van Tieghems Beobachtungen die kurzen, wurzelhaarbildenden Zellen vorerst gewöhnlich durch je eine Längswand, worauf dann jede der beiden Tochterzellen zu einem Haar auswächst. So kommt eine paarweise Anordnung der Wurzelhaare zustande. Bei Distichia sind diese Zwillingshaare in ihrer unteren Hälfte der Länge nach miteinander verwachsen und weichen bloß oben gabelig auseinander. Bei Lycopodium teilt sich nach Nägeli und Leitgeb die kleine Initialzelle einer Wurzelhaargruppe in 2 bis 4 Zellen, von denen dann jede zu einem Haar auswächst.

Wir wenden uns nunmehr der Morphologie und Physiologie des einzelnen Wurzelhaares zu. — Fast immer wächst die Außenwandung der betreffenden Absorptionszelle nur zum kleineren Teil, an einer ziemlich scharf umgrenzten Stelle, zum Wurzelhaar aus. Diese Stelle liegt sehr häufig, bei vielen Pflanzen ganz regelmäßig, an dem der Wurzelspitze zugekehrten Zellende. Da gewöhnlich nur die Hauptwurzeln senkrecht abwärts wachsen, die schwächeren Nebenwurzeln aber mit dem Erdradius die verschiedensten Winkel einschließen können, so ist es von vornherein sehr wahrscheinlich, daß die Schwerkraft auf jenes lokalisierte Auswachsen der Wurzelhaare ohne Einfluß ist, und daß hier vielmehr eine Wachstumskorrelation zwischen Haupt- und Nebenorgan vorliegt.

Das Wurzelhaar ist bei den Phanerogamen immer nur ein Ast der Absorptionszelle. Niemals wird der Haarkörper vom Fuß des Haares durch eine Querwand abgegliedert. Es ist leicht einzusehen, daß diese Kontinuität des Zelllumens im Interesse einer raschen Ableitung der absorbierten Stoffe gelegen ist. — Die Wandungen des Haares sind mit einem dünnen Plasmabeleg ausgekleidet. Nur

in der Spitze befindet sich meist eine größere Plasmaansammlung. In dieser oder ganz knapp dahinter liegt in noch wachsenden Haaren gewöhnlich der Zellkern.

Die ursprüngliche Form des Wurzelhaares ist die eines zylindrischen, unverzweigten (bei manchen Cruciferen ausnahmsweise verzweigten), an der Spitze abgerundeten Schlauches; begreiflicherweise kann sich diese einfachste Form nur in feuchter Luft und im Wasser entwickeln und erhalten. Gewöhnlich wird auch dabei die größte Länge der Wurzelhaare erreicht, die nach den Messungen von Schwarz bei den verschiedenen von ihm untersuchten Pflanzenarten zwischen 0,15 und 8 mm schwankt. So erreichen z. B. die Wurzelhaare von Potamogeton in Wasser eine Länge von 5 mm, von Elodea canadensis in Schlamm 4 mm, von Brassica Napus in feuchter Luft 3 mm, von Pisum sativum und Avena sativa 2,5 mm, von Vicia Faba 0,8 mm, Muscari botryoides 0,55 mm usf. Im Erdboden bleiben die Wurzelhaare hinter diesen Maximallängen meist sehr zurück und, was wichtiger ist, sie zeigen im Kontakt mit den Erdteilchen sehr auffallende Formveränderungen, welche die physiologischen Aufgaben dieser Organe auf das deutlichste veranschaulichen.

Das Wurzelhaar zeigt das Bestreben, senkrecht zur Oberfläche der Wurzel auszuwachsen. Beim Vordringen im Erdboden stößt es sehr bald auf ein festes Bodenteilchen und muß nun seitlich ausbiegen. So wächst es dem Erdpartikelchen angeschmiegt weiter, bis ihm eine mit Luft oder Wasser erfüllte Spalte die frühere Richtung wieder einzuschlagen ermöglicht. Auf diese Weise begegnet das Wurzelhaar oft mehrmals hintereinander einem festen Bodenteilchen; jedesmal erfolgt eine knieförmige Biegung des Haares, und jedesmal sucht es sich dem Hindernis mit einer möglichst großen Oberfläche anzupressen. In diesem Bestreben verbreitert sich das Haar nicht selten scheibenförmig, es bildet seitliche Lappen und Auszweigungen, die das Erdklümpchen wie die Finger einer Hand festhalten, und seine Oberfläche stellt einen getreuen Abdruck aller Unebenheiten vor, die das anhaftende Erdteilchen aufweist (Fig. 83). Hand in Hand mit diesen Formveränderungen geht eine Wachstumshemmung des Haares, so daß es oft um ein mehrfaches kürzer bleibt, als ein in feuchter Luft gewachsenes Haar. Dies leuchtet auch vollkommen ein, denn die ausgiebige Streckung des Wurzelhaares in feuchter Luft oder im Wasser ist nur Mittel zum Zweck; sie soll ihm ermöglichen, auch etwas breitere Spalten und Lücken im Erdreich zu überqueren und schließlich doch auf ein festes Bodenteilchen zu stoßen. So wie der Lichtmangel eine übermäßige Verlängerung der Stengelteile hervorruft, infolgedessen selbst tief im Erdboden sich entwickelnde Sprosse ans Tageslicht gelangen können, ebenso bewirkt der Mangel eines Kontaktes mit festen Erdteilchen die übermäßige Verlängerung der Wurzelhaare, so daß sie schließlich doch in festes Erdreich gelangen. Man hat es hier offenbar mit biologisch gleichartigen Erscheinungen zu tun, so verschieden sie auch vom rein physiologischen Standpunkte sind.

Fig. 83. Wurzelhaare von Linaria Cymbalaria.

Die besprochenen Formveränderungen der Wurzelhaare sind unzweifelhaft nicht als bloße Hemmungserscheinungen aufzufassen, sondern hauptsächlich als Reizwirkungen infolge des Kontaktes mit den festen Bodenteilchen. —

Der oben erwähnte Kontakt des Wurzelhaares mit den anhaftenden Erdpartikelchen wird gewöhnlich durch Verklebung noch fester und inniger. Schon Darwin hat eine solche Verklebung angenommen; von Schwarz wurde sie genauer studiert und auf eine Verschleimung der äußersten Wandschicht zurückgeführt.

Im Zusammenhange mit der Art des Vordringens der Wurzelhaare im Erdreich und ihrer Verklebung mit festen Bodenteilchen steht die Art ihres Längenwachstums. Nach von mir angestellten Versuchen[2]), wobei die wachsenden Wurzelhaare von Cucurbita Pepo, Pisum sativum, Polygonum fagopyrum und Helianthus annuus durch Anblasen von Reisstärkekörnchen markiert wurden, beschränkt sich das Längenwachstum ausschließlich auf den kalottenförmig gekrümmten Scheitelteil des Haares; knapp dahinter ist das Längenwachstum schon gänzlich erloschen. Das Wurzelhaar zeigt also Spitzenwachstum im eigentlichsten Sinne des Wortes; es ist seiner Aufgabe, zwischen den Bodenpartikelchen vorzudringen, auch in dieser Hinsicht höchst vollkommen angepaßt.

Der Zweck und die Bedeutung des innigen Kontaktes, den die Wurzelhaare mit den Erdpartikelchen anstreben, wird erst dann vollständig klar, wenn man über die Verteilung des Wassers und der Nährstoffe im Boden orientiert ist. Die für die grüne Pflanze wichtigsten Nährstoffe sind nämlich nur zum geringsten Teil im Bodenwasser gelöst; der weitaus größere Teil derselben wird vom Erdboden durch die Oberflächenkräfte seiner kleinsten Teilchen im ungelösten Zustande festgehalten; er wird von ihm »absorbiert«. Zu diesen absorbierten Nährstoffen gehören besonders Kali- und Ammoniaksalze, Phosphate und das Eisen. Das Zustandekommen dieser Absorption, die chemischen und physikalischen Kräfte, die dabei tätig sind, können wir hier außer acht lassen. Jedenfalls haben wir uns vorzustellen, daß die absorbierten Nährstoffe als äußerst feine Niederschläge die kleinsten Bodenteilchen überziehen, und daß letztere dann noch von mehr oder minder dicken Wasserhüllen umgeben werden; auch das Wasser wird nämlich, zum Teil wenigstens, durch molekulare Kräfte von den Bodenteilchen festgehalten.

Jetzt erst können wir den innigen Kontakt, die »Verwachsung« der Wurzelhaare mit den Erdpartikelchen, richtig beurteilen. Nur auf diese Weise vermögen die Wurzelhaare dem Erdboden die absorbierten Nährstoffe, das festgehaltene Wasser, zu entreißen. Die Aufnahme der Nährsalze wird überdies auch dadurch in hohem Grad erleichtert, daß die Wurzeln durch Ausscheidung von Säuren auf ihre Umgebung lösend einwirken. Man kann sich hiervon leicht durch einen zuerst von Sachs[3]) ausgeführten Versuch überzeugen. Wenn man nämlich eine polierte Marmorplatte mit einer nicht zu hohen Erdschicht bedeckt und in dieser eine beliebige Pflanze ihr Wurzelsystem ausbreiten läßt, so wird die Marmorplatte von den darauf hinwachsenden Wurzeln korrodiert, und nach einiger Zeit kann man auf der gereinigten Platte sehr deutliche Ätzfiguren wahrnehmen; diese Korrosionsbilder der Wurzeln sind von großer Schärfe der Zeichnung, woraus zu schließen ist, daß die von dem

Absorptionsgewebe ausgeschiedenen Säuren sich nicht gleichmäßig im Bodenwasser verteilen, sondern nur die Zellwandungen imbibieren und in den nächstbenachbarten Flüssigkeitsschichten des Bodenwassers gelöst sind. Auch aus diesem Grund ist also eine möglichst große Wurzeloberfläche erwünscht.

Nach den Untersuchungen Czapeks beruhen diese Korrosionserscheinungen wenigstens der Hauptsache nach auf der Ausscheidung von Kohlensäure. Organische Säuren (Essigsäure, Ameisensäure) werden nach Stocklasa und Ernest nur bei Sauerstoffmangel ausgeschieden.

Wenn einmal die Lösung der Nährstoffe erfolgt ist, so kann ihr diosmotischer Eintritt in die Wurzelhaare bis zu der die Aufnahme regulierenden Hautschicht des Protoplasten leicht erfolgen. Die Wandungen dieser Organe sind nämlich mit wenigen Ausnahmen sehr zart — ihr Durchmesser schwankt zwischen 0,0006—0,001 mm. Nur an den abgerundeten Enden der Haare ist die Zellhaut häufig doppelt oder selbst dreifach so dick, was für das ins Erdreich eindringende Wurzelhaar nur vorteilhaft sein kann. Seine verdickte Membrankappe wiederholt so im kleinen die Funktion der Wurzelhaube. —

Die Zartheit der Zellwände bedingt natürlich eine gewisse Empfindlichkeit und Kurzlebigkeit der Wurzelhaare, die sich vor allem darin äußert, daß diese Organe in einer bestimmten Entfernung von der Wurzelspitze kollabieren, sich bräunen und gänzlich absterben. Das zugrunde gehende Absorptionsgewebe verschwindet, und der Wurzelkörper wird dann von einer verkorkenden Exodermis bedeckt, zu der sich die äußerste Rindenzellage umwandelt. — Auch bei plötzlichem Wechsel von Feuchte und Trockenheit, beim Umpflanzen usw. sterben die Wurzelhaare meistens ab, bisweilen erst nach Eintritt pathologischer Formveränderungen, die z. B. in einer unregelmäßigen Verzweigung bestehen (Brassicaarten).

Eine bemerkenswerte Ausnahme von der relativen Kurzlebigkeit und Empfindlichkeit der Wurzelhaare habe ich bei den im malaiischen Archipel, z. B. auf Java, ungemein häufigen epiphytischen Farnen Drymoglossum nummulariifolium und piloselloides beobachtet. Bei länger andauerndem Wassermangel zieht sich nämlich das Plasma des vertrocknenden Wurzelhaares samt dem Zellkern in den Basalteil des Haares zurück, über welchem sich eine mehr oder minder regelmäßige Einschnürung des Haarkörpers bemerklich macht. An dieser Stelle wird dann eine Membrankappe gebildet, die den nunmehr eingekapselten Protoplasten des Haares von dem vertrockneten Teil abgrenzt. Letzterer löst sich dann ab, und die so entstandene Wurzelhaaranlage harrt nur des belebenden Wassertropfens, um alsbald zu einem neuen Haar auszuwachsen.

Wir haben bisher ausschließlich die ernährungsphysiologische Hauptfunktion der Wurzelhaare kennen gelernt. Es ist jetzt noch die mechanische Rolle ins Auge zu fassen, die diese Haargebilde bei der Befestigung und Ausbreitung des Wurzelsystems im Erdreich spielen. Daß die Verwachsung der Wurzelhaare mit den Bodenteilchen für das Festwurzeln der ganzen Pflanze von Bedeutung ist, bedarf keiner näheren Ausführung. Aber auch noch in anderer Hinsicht, beim Vordringen der Wurzel im Boden, kommt jene Verwachsung als mechanischer Faktor in Betracht. Die Wurzelhaare befestigen die rückwärts gelegenen Wurzelpartien unverrückbar im Erdreich, und so wird der zur Überwindung des Bodenwiderstandes nötige Halt gewonnen. Dabei ist aber,

wie Schwarz betont hat, von Wichtigkeit, daß die Beweglichkeit der wachsenden Wurzelspitze keine Einbuße erleide. »Die durch Kontakt, Feuchtigkeit und die Schwerkraft induzierten Reize würden zum Teil illusorisch, wenn die Wurzelspitze durch Haare an die Bodenteilchen angeheftet wäre. Ebenso könnte hierdurch das Wachstum der Wurzel gehemmt werden. Wir sehen daher die Wurzelhaare fast überall erst in einiger Entfernung unterhalb der Wurzelspitze auftreten. Interessant ist es nun, wie bei langsamem Wachstum und bei großen Bodenwiderständen die Wurzelhaare näher an die Spitze heranrücken, als bei leichtem Vordringen der Wurzel. Ebenso bedarf eine dünnere Wurzel eines besseren Widerhaltes, weil sie leichter einem Abbiegen ausgesetzt ist, weshalb auch hier der Abstand des ersten Haares von der Wurzelspitze ein geringerer ist.« — In der Regel beginnt die Region der Wurzelhaare nach den Angaben von Schwarz bei langsamerem Wachstum $^3/_4$—1 mm, bei schnellerem Wachstum 2—3 mm hinter der Wurzelspitze. Bei sehr zarten Wurzeln, z. B. bei Poa pratensis, waren die ersten Haare nur 0,11 mm von der Wurzelspitze entfernt. Eine Ausnahme bilden verschiedene Crassulaceen, z. B. Sedum Andersoni und Sempervivum Funkii, deren Wurzeln bis zur äußersten Spitze mit Haaren besetzt sind; es mag dies wohl mit dem Umstande zusammenhängen, daß diese Pflanzen nur in sehr harter, trockener Erde wachsen.

Bezüglich der mechanischen Leistungen der Wurzelhaare zeigen auch verschiedene Keimpflanzen lehrreiche Anpassungserscheinungen. Eines der wichtigsten biologischen Bedürfnisse des jungen Keimlings ist seine Befestigung im Erdboden; dieses Bedürfnis ist um so dringender, als ja die keimenden Samen unter natürlichen Aussaatverhältnissen dem Erdboden nur oberflächlich aufliegen. Es werden deshalb schon frühzeitig zahlreiche und lange Wurzelhaare gebildet. Warming[4]) fand sie in großer Anzahl an der Grenze des hypokotylen Stengelgliedes von Wasserpflanzen; Briosi an gleicher Stelle bei Eucalyptus und anderen Myrtaceen, und nach Schwarz entstehen die ersten Wurzelhaare der Keimpflanzen von Panicum miliaceum und Setaria italica an der sog. Wurzelscheide oder »Coleorhiza«; der keimende Same wird zunächst an das Substrat geheftet, und jetzt erst durchbricht die Wurzel, zu wachsen beginnend, die Scheide. Diese Einrichtung scheint bei Gräsern häufiger vorzukommen; ich beobachtete sie z. B. auch bei Briza minor. Selbstverständlich fungieren solche Wurzelhaare auch als Absorptionsorgane.

Wir haben im vorstehenden bereits einige Fälle kennen gelernt, in welchen die Wurzelhaare an anderen Organen auftreten, als denen, welchen sie ihren Namen verdanken. Noch vollständiger macht sich ein solcher Wechsel im Auftreten des Absorptionsgewebes natürlich dort geltend, wo die Wurzeln durch umgewandelte Stengelorgane oder Blätter ersetzt werden. So sind die Rhizome von Psilotum triquetrum, einer Lycopodiacee, der echte Wurzeln gänzlich fehlen, mit Wurzelhaaren ausgestattet. Ferner sind hier die Hymenophyllaceen zu nennen, deren Wurzelhaare auch an metamorphosierten Stammorganen, bisweilen selbst an Blättern auftreten. Von Goebel wurden auch an den Basen der äußeren Blätter einiger Orchideen (Microstylis, Melaxis, Sturmia) Büschel von Wurzelhaaren beobachtet. Das einer echten Wurzel habituell ganz ähnliche Wasserblatt von Salvinia natans endlich ist gleichfalls mit Absorptionshaaren ausgerüstet.

Bei den Hymenophyllaceen und bei Salvinia stellt das Wurzelhaar nicht mehr bloß einen Zellast vor; es wird nämlich durch eine Querwand von der Zelle, aus der es hervorwuchs, abgetrennt. Bei Salvinia treten dann noch mehr Querwände auf, so daß das ganze Haar 7—9 zellig wird. Die kurze, kegelförmige Endzelle endigt mit einer scharfen Spitze.

Schon oben wurde erwähnt, daß das Absorptionsgewebe der Wurzeln mit seinen Wurzelhaaren bald abstirbt und abgestoßen wird. Die Oberfläche der Wurzel wird dann von der äußersten Rindenzellschicht eingenommen, deren Zellwände verkorken, und die nun eine lückenlose sekundäre Epidermis, eine sogenannte Exodermis vorstellt. Wenn die Verkorkung der Wände schon bei Lebzeiten des Absorptionsgewebes erfolgt, so bleiben zwischen den langen Exodermiszellen kurze plasmareiche Zellen unverkorkt, welche als Durchlaßzellen fungieren und die vom Absorptionsgewebe aufgenommenen Stoffe an das Rindenparenchym übermitteln (Coleus, Lamium, Hedera und die meisten Monokotylen). In vollkommener Ausbildung tritt die Exodermis allerdings erst bei den Luftwurzeln auf.

B. Die Rhizoiden[5]).

Das Vorkommen echter Wurzeln kennzeichnet die höchste Stufe der morphologischen Gliederung des Pflanzenkörpers. Nur die Phanerogamen sind, gleich der ungeschlechtlichen Generation der Gefäßkryptogamen, im Besitz echter Wurzeln, und auch bei diesen höchstentwickelten Pflanzenformen unterbleibt nicht selten infolge bestimmter Anpassungen die Wurzelbildung. Zu den typisch wurzellosen Pflanzen gehören außer den Thallophyten die Muscineen (Lebermoose sowohl wie Laubmoose) und die Prothallien der Gefäßkryptogamen. Von den Algen und Pilzen sehen wir hier einstweilen ab. Bei den Moosen und den selbständig lebenden Prothallien der Gefäßkryptogamen werden nun jene Funktionen, die bei den höher entwickelten Pflanzen den Wurzeln und ihrem Absorptionsgewebe zugeteilt sind, ausschließlich von bestimmten Haarbildungen, den »Rhizoiden«, übernommen, welche in ihren einfachsten Formen von Wurzelhaaren kaum zu unterscheiden sind. Man hat deshalb den Ausdruck »Wurzelhaare« öfters auch auf die in Rede stehenden Haargebilde der Moose und der Prothallien übertragen, obwohl es sich aus bestimmten Gründen empfiehlt, auf diese Erweiterung des Begriffes »Wurzelhaar« Verzicht zu leisten. Es handelt sich hier nämlich um Haargebilde, welche in physiologischer Hinsicht Wurzeln und Wurzelhaare zugleich sind, die also nicht nur die Eigenschaften typischer Wurzelhaare aufweisen, sondern außerdem noch so manche wichtige Eigenschaft der echten Wurzeln. In letzterer Hinsicht ist besonders die Empfindlichkeit für Licht, Schwerkraft und Feuchtigkeit hervorzuheben, welche die Rhizoiden mit den Wurzeln teilen, während eine solche Reizbarkeit den eigentlichen Wurzelhaaren vollständig abgeht.

Die Rhizoiden der Lebermoose und der Farnprothallien unterscheiden sich fast nur durch die an ihrer Basis auftretende Querwand von den typischen Wurzelhaaren. Jedes Rhizoid repräsentiert so eine einzige schlauchförmige, dünnwandige Zelle, die im Kontakte mit festen Bodenteilchen dieselben

Verbreiterungen und Verwachsungen zeigt, die wir bereits im vorigen Kapitel kennen lernten (Fig. 84). Ebenso zeigen die Rhizoiden dasselbe ausgesprochene Spitzenwachstum wie die Wurzelhaare.

Bei der höchst entwickelten Reihe der Lebermoose, den Marchantieen, kommen zweierlei Rhizoiden vor: außer den gewöhnlichen Formen noch eigentümliche »Zäpfchenrhizoiden«, die sich durch zahlreiche, nach innen vorspringende Zellwandverdickungen auszeichnen. Diese Verdickungen haben die Gestalt von einfachen oder verzweigten Zäpfchen, welche in dicht gedrängter, häufig ausgesprochen spiraliger Stellung von allen Seiten in das Lumen des Schlauches vorragen. Die einfachen Rhizoiden, die schon nahe am Vegetationsscheitel angelegt werden, treten hauptsächlich an der Mittelrippe des Thallus auf; die Zäpfchenrhizoiden dagegen an den beiderseitigen Laminarteilen. Letztere sind es hauptsächlich, die den Thallus mit Wasser und Nährsalzen zu versorgen haben. Ich vermute deshalb, daß die zäpfchenförmigen Verdickungen keine mechanische Bedeutung besitzen, sondern lediglich dazu dienen, um durch Einstülpung der Plasmahaut die absorbierende Oberfläche des Haares zu vergrößern. Es läge hier also ein Fall von innerer Oberflächenvergrößerung vor, die Zäpfchenrhizoiden wären ihrer Funktion als Absorptionsorgane noch besser angepaßt, als die glattwandigen Rhizoiden. Eine andere Ansicht über die Funktion der zäpfchenförmigen Verdickungen ist von Kamerling ausgesprochen worden. Er erblickt ihre Bedeutung darin, daß sie die bei verringerter Wasserzufuhr in den Rhizoiden auftretenden Dampfblasen »in der Mitte ausgespannt halten«, so daß eine Wasserbewegung an den Dampfblasen vorbei ermöglicht wird. Jedenfalls sind noch neue Untersuchungen notwendig, um über die Funktion der Zäpfchenrhizoiden ein abschließendes Urteil zu gewinnen.

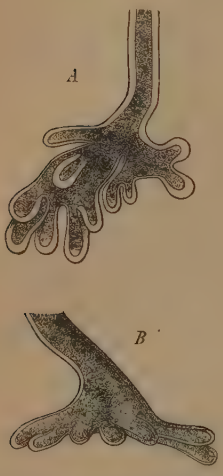


Fig. 84. *A* reichlich gelapptes, *B* haftscheibenartig verbreitertes Ende eines Rhizoids von Mastigobryum trilobatum.

Die Rhizoiden der Laubmoose gehören zu den merkwürdigsten Haarbildungen, welche bisher bekannt sind; sie zeigen nämlich in jeder Hinsicht eine sehr weitgehende Anpassung an ihre physiologischen Aufgaben. Das einzelne Rhizoid ist gewöhnlich ein reichlich verzweigter Zellfaden, dessen letzte Auszweigungen häufig um das 5—6fache dünner sind, als die Hauptäste. Die letzteren sind den Haupt- und Nebenwurzeln der höher entwickelten Pflanzen zu vergleichen, die ersteren dagegen den Wurzelhaaren, so daß die Ähnlichkeit eines vollkommen ausgewachsenen Rhizoides mit einem ganzen Wurzelsystem eine sehr große ist (Fig. 85). Sämtliche Äste und Zweige, mit Ausnahme der letzten dünnen Auszweigungen, sind Zellfäden, deren einzelne Glieder meist um ein mehrfaches länger als breit sind und durch schief orientierte Querwände voneinander getrennt werden. Diese schiefe Stellung der Querwände, eine Forderung des Prinzips der Oberflächenvergrößerung, erleichtert im Verein mit ihrer Zartwandigkeit den osmotischen Stoffverkehr zwischen den einzelnen Zellen und

steigert so das Leitungsvermögen des ganzen Zellfadens. Die dünnen Seitenästchen letzter Ordnung, an deren Leitungsfähigkeit geringere Ansprüche gestellt werden, sind häufig mit rechtwinklig gestellten Querwänden versehen. Die Außenwandungen sind im Alter meist gebräunt und differenzieren sich

Fig. 85. Älteres Rhizoid von Tortula muralis. *a* ein junger, im Wachstum begriffener Seitenast.

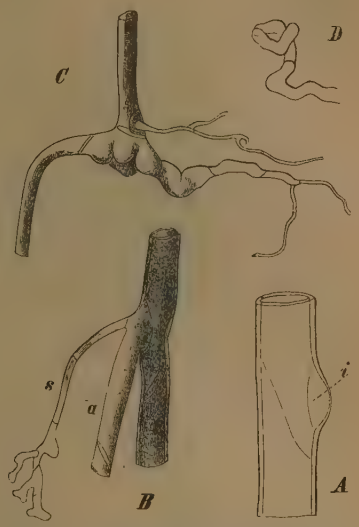


Fig. 86. Bau der Rhizoiden von Tortula muralis. *A* ein Stück des Hauptastes; *i* die Initialzelle eines Seitenzweiges. V. 450. *B* Stück eines älteren Hauptastes; die Initialzelle ist anfänglich zu einem dünnen Seitenzweige (*s*) und später zu einem dicken Ast (*a*) ausgewachsen. *C* Stück eines Hauptastes, welcher, abwärts wachsend, auf ein festes Erdteilchen gestoßen ist. Vgl. den Text. *D* gewundenes Ende eines dünnen Seitenzweiges.

dann deutlicher in zwei Schichten. Der Zellinhalt besteht aus einem plasmatischen Wandbeleg, in welchem bisweilen kleine blasse Chlorophyllkörner oder Leukoplasten auftreten, sowie aus farblosem Zellsaft. — Die Verlängerung des Rhizoides und aller seiner Auszweigungen erfolgt durch ausgesprochenes Spitzenwachstum.

Dieser kurzen allgemeinen Charakteristik lasse ich nun eine spezielle Schilderung der Rhizoiden von Tortula muralis folgen, an denen ich mehrere biologisch interessante Eigentümlichkeiten der Laubmoosrhizoiden genauer studiert habe.

Untersucht man den im Wachstum begriffenen Hauptstamm eines Rhizoides des genannten Laubmooses, so beobachtet man zunächst, daß sämtliche Querwände bereits in schiefer Stellung angelegt werden, daß also die schiefe Lage

nicht erst eine Folge sekundärer Wachstumsvorgänge ist. Schon in geringer Entfernung von der fortwachsenden Spitze erfolgt die Anlage der Seitenäste, und zwar stets an den akroskopen (d. h. der Vegetationsspitze zugekehrten) Enden der betreffenden Mutterzellen. Der schiefen Querwand gegenüber zeigt sich eine papillenartige Ausstülpung der Außenwandung, deren Durchmesser an der Basis ungefähr ebenso groß ist, als die Dicke des Hauptastes (Fig. 86 *A*). Diese Ausstülpung wird durch eine uhrglasförmige zarte Membran von der Mutterzelle abgeschnitten und stellt nun die plasmareiche Initialzelle des Seitenastes vor. Nicht jede Initialzelle wächst sofort zu einem Zweig aus; eine allerdings nicht große Anzahl solcher Zellen tritt vorerst in ein Ruhestadium und stellt Reserveanlagen vor, die man ungezwungen mit den »schlafenden Knospen« alter Dikotylenstämme vergleichen kann. Die Mehrzahl der Initialzellen setzt aber ihre Entwickelung ohne Unterbrechung fort. Sie wachsen an jüngeren Rhizoiden zu starken Seitenästen aus, die sich so wie der Hauptast geotropisch abwärts wenden. An älteren Rhizoiden dagegen sprießen aus den Initialzellen nur ziemlich dünne Seitenzweige hervor, die unter weit stumpferen Winkeln abwärts wachsen, ja bisweilen auch eine horizontale Richtung einschlagen. Die Initialzellen grenzen sich gegen diese schwachen Seitenzweige durch eine Querwand ab und bewahren auch fernerhin ihre Selbständigkeit: wie ihr späteres Verhalten lehrt, sind sie nun gleichfalls zu ruhenden Initialzellen für spätere Auszweigungen geworden.

Wenn der Hauptast sein Wachstum eingestellt hat, und auch die stärkeren Seitenäste ein gewisses Alter erreicht haben, dann wachsen einzelne von den ruhenden Initialzellen zu neuen, dicken Seitenästen aus. Falls die betreffende Initialzelle in ihrer früheren Entwickelung einen dünnen Seitenast getrieben hatte, so wächst der neue Ast (in bezug auf den Erdmittelpunkt) stets unter dem älteren hervor (Fig. 86 *B*). Diejenigen Initialzellen aber, welche nach ihrer Anlage ins Ruhestadium übergetreten waren, bilden jetzt in der Regel sofort starke Nebenäste. In Ausnahmsfällen aber lassen sie erst dünne Seitenzweige hervorsprießen und schreiten erst später zur Bildung dicker Auszweigungen. Nachdem sich nun jeder starke Nebenast hinsichtlich seiner Verzweigungsverhältnisse genau so wie der primäre Hauptast verhalten kann, so ist vermöge der geschilderten Einrichtungen eine sehr weitgehende Regulierung in der Ausbildung der Rhizoiden möglich. Günstige Vegetationsbedingungen können in kürzester Zeit voll ausgenützt werden, und ungünstige Zeitperioden werden leichter ohne Schaden überdauert.

Die Bedeutung der ruhenden Astinitialen für den Haushalt des Moospflänzchens wird übrigens noch augenfälliger, sobald man weiß, daß die Rhizoiden an anderen Stellen niemals interkalare Seitenäste bilden, und daß auch die Entstehung von Protonemazweigen bei normalen Verhältnissen von den geschilderten Initialzellen ausgeht.

Die Nebenzweige der Rhizoiden werden den Wurzelhaaren um so ähnlicher, je dünner und zartwandiger sie sind. Die letzten Auszweigungen erfahren im Kontakt mit den festen Bodenteilchen die schon oftmals erwähnten charakteristischen Formveränderungen. Es kommt zu denselben Verwachsungen, Umschlingungen und Verbreiterungen, wie bei den Wurzelhaaren. Bisweilen können übrigens diese Erscheinungen auch an den Hauptästen beobachtet

werden. In Fig. 86 *C* ist ein vertikal abwärts gewachsenes Rhizoid abgebildet, das offenbar auf ein größeres festes Bodenteilchen gestoßen ist. Es hat sich zunächst verbreitert, nach der einen Seite einen an das Substrat geschmiegten starken Nebenast getrieben und auf der anderen Seite sein Wachstum in der früheren Richtung fortgesetzt.

So wie die Wurzeln und Wurzelhaare haben natürlich auch die Rhizoiden neben ihrer Funktion als Absorptionsorgane eine mechanische Aufgabe als Haftorgane zu erfüllen. Bei jenen Laubmoosen, die als Rindenbewohner hauptsächlich auf die direkte Ausnützung der Niederschläge und der in den Polstern sich ansammelnden Staubteilchen angewiesen sind, tritt natürlich die Bedeutung der Rhizoiden als Haftorgane in den Vordergrund. Auch manche felsbewohnende Moose dürfen hierher gehören. Bei den in fließendem Wasser lebenden Laubmoosen (Fontinalis, Cinclidotus) zeichnen sich nach H. Paul die gleichfalls nur als Haftorgane dienenden Rhizoiden häufig durch besondere Zellwanddicke aus. Auch die seilartigen Rhizoidenbündel verschiedener Polytrichaceen, die dadurch entstehen, daß um ein starkes zentrales Rhizoid eine Anzahl dünner gedreht ist, sind wohl in erster Linie als Einrichtung zur Erhöhung der Zugfestigkeit aufzufassen.

Bei manchen Laubmoosen (Arten von Dicranum, Meesea, Mnium, Paludella squarrosa u. a.) ist der Stengel fast seiner ganzen Länge nach in einen dichten Rhizoidenfilz gehüllt, der, wie Oltmanns gezeigt hat, als Kapillarapparat zum Festhalten und Fortleiten von Wasser dient.

C. Das Absorptionsgewebe der Luftwurzeln[6]).

Die Luftwurzeln der tropischen Orchideen und mancher epiphytischer Aroideengattungen zeichnen sich durch eine eigentümliche Umhüllung aus, die schon seit langem unter der Bezeichnung »Wurzelhülle, velamen radicum« bekannt ist. Die Anatomie und Entwickelungsgeschichte dieses Gewebes ist am genauesten und eingehendsten von Leitgeb studiert worden, dessen Mitteilungen der nachfolgenden Darstellung hauptsächlich zugrunde liegen.

Die Wurzelhülle bildet eine meist silberweiße »pergamentartige« Haut von verschiedener Dicke. Wie die Entwickelungsgeschichte lehrt, ist sie ein Produkt des Protoderms der Luftwurzel, das schon knapp hinter dem Wurzelscheitel durch perikline Teilungen mehrschichtig wird. Nur in seltenen Fällen bleibt die Wurzelhülle einschichtig, indem das Protoderm nur antikline Teilungen erfährt (Vanilla planifolia und aphylla, Dendrocolla teres usw.). Auf diese Weise schwankt die Schichtenanzahl zwischen 1—18 (Cyrtopodium spec.), wobei sie aber für jede Pflanzenart von ziemlicher Konstanz ist.

Die Zellen der Wurzelhülle stehen miteinander in lückenlosem Zusammenhang. Ihre Form ist verschieden; bald sind sie annähernd isodiametrisch, auf dem Querschnitte der Wurzel gewöhnlich radial gestreckt; bald zeigen sie eine der Wurzel gleichsinnige Längsstreckung. Die Zellwände sind in der verschiedenartigsten Weise verdickt, und zwar in den meisten Fällen durch Spiralfasern (Fig. 87, 88), welche bei einigen Pflanzen vollkommen parallel laufen, oder Spalten und Maschen zwischen sich frei lassen oder in bandförmige Gruppen

geordnet sind. Seltener als die spiralige ist eine rein netzmaschige Verdickung (Dendrocolla teres, Vanda furva). Ebenso kommt es nur selten vor, daß die Zellwände gleichmäßig verdickt sind und nur mehr oder minder zahlreiche Tüpfel aufweisen (Angraecum subulatum); hin und wieder bleiben endlich die Zellmembranen ganz dünnwandig (Trichotosia ferox). — Alle diese Verschiedenheiten der Membranverdickung lassen sich bisweilen an den einzelnen Zellschichten derselben Wurzelhülle wahrnehmen; ja selbst die Wände einer und derselben Zelle zeigen nach ihrer Lage manchmal verschiedenartige Verdickungsschichten (Renanthera matutina).

Die Zellwandungen der Wurzelhülle sind an den faserfreien Stellen sehr häufig mit Löchern versehen; sowohl die Scheidewände zwischen den einzelnen Zellen, wie auch die Außenwandungen der äußersten Zellschicht. Diese Durchlöcherung geht

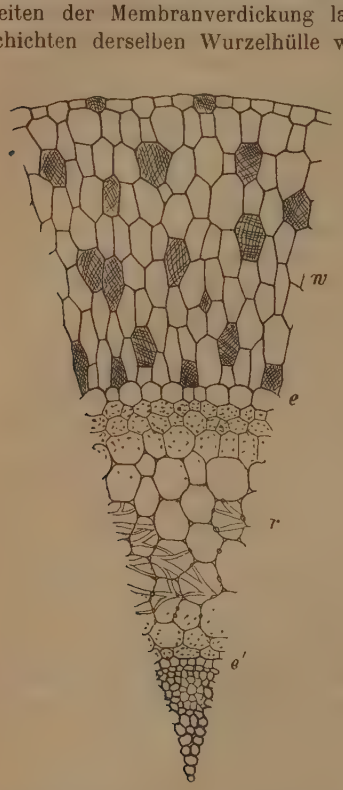


Fig. 87. Teil eines Querschnittes durch die Luftwurzel von Stanhopea oculata. *w* Wurzelhülle. *e* Exodermis. *r* Rinde. *e'* innere Endodermis. Vergr. 150.

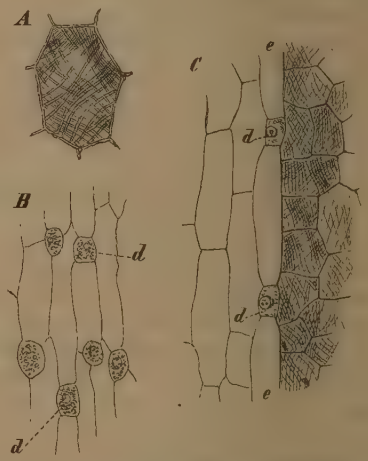


Fig. 88. *A* Zelle aus der Luftwurzelhülle von Stanhopea oculata mit den faserförmigen Wandverdickungen. V. 480. *B* Stück der Exodermis in der Flächenansicht (tangentialer Längsschnitt durch die Luftwurzel); *d d* Durchlaßzellen. *C* Partie aus einem radialen Längsschnitte durch die Luftwurzel; *e—e* Exodermis, *d d* Durchlaßzellen.

schon aus dem Umstand hervor, daß, sobald man eine Luftwurzel in Wasser taucht, dieses in rapider Weise eingesogen wird. Auch das häufige Vorkommen kleiner Algenformen (Protococcus, Raphidium usw.) in den Zellen der Wurzelhülle setzt die Durchlöcherung ihrer Wandungen voraus. Endlich hat Leitgeb das Vorkommen von Löchern auch durch Injektionsversuche (mit in Wasser feinverteiltem Zinnober) nachgewiesen.

Der Zellinhalt besteht im ausgebildeten Zustande der Wurzelhülle fast ausnahmslos aus Luft, wodurch das silberweiße Aussehen der Luftwurzel bedingt wird.

In physiologischer Hinsicht ist die Wurzelhülle, wie schon Schleiden und Unger erkannt haben, als das Absorptionsgewebe der Luftwurzeln aufzufassen. Vergegenwärtigen wir uns, daß ihre Zellwände an zahlreichen Stellen durchlöchert sind und daß ihre lufterfüllten Binnenräume auch mit der äußeren Atmosphäre in offener Kommunikation stehen, so erscheint es begreiflich, daß das schwammige Gewebe der Wurzelhülle mit großer Schnelligkeit Regen- und Tauwasser kapillar aufsaugt. Diese zuerst von Duchartre, später von Schimper und Goebel betonte Funktion der Wurzelhülle schließt aber die Richtigkeit der von früheren Forschern (Schleiden, Unger, Chatin und Leitgeb) vertretenen Ansicht nicht aus, wonach die Wurzelhülle zufolge ihrer schwammigen Textur imstande ist, Wasserdampf und andere gasförmige Bestandteile der atmosphärischen Luft (z. B. Ammoniak) zu kondensieren und auch auf diese Weise den Laubblättern Wasser und verschiedene Nährstoffe zuzuführen. Die Absorption von Ammoniak hat Goebel für Odontoglossum Barkeri experimentell nachgewiesen. Wichtiger ist die Frage nach der Kondensation des Wasserdampfes. Wenn die Versuche, welche in dieser Hinsicht von verschiedenen Forschern in Gewächshäusern und Laboratoriumsräumen angestellt wurden, meist negative Ergebnisse lieferten, so beweist dies noch keineswegs, daß auch an den natürlichen Standorten die Luftwurzeln unfähig sind, so viel Wasserdampf zu kondensieren, daß die Pflanze daraus einen Vorteil zieht. Allerdings darf schon jetzt mit Bestimmtheit gesagt werden, daß die eventuelle Kondensation von Wasserdampf nur eine Nebenfunktion der Wurzelhülle sein könnte.

Ihr anatomischer Bau spricht jedenfalls für ein solches Kondensationsvermögen. Die oft so überaus zarten und zahlreichen Faserverdickungen ihrer Zellwände wären nicht recht verständlich, wenn es sich nur um die mechanische Aussteifung eines Kapillarapparates handeln würde. Wohl aber erfolgt durch sie eine sehr bedeutende Vergrößerung der kondensierenden Oberfläche, die in den später zu besprechenden »Faserkörpern« über den Durchlaßzellen ihr Maximum erreicht.

Es fragt sich jetzt noch, auf welche Weise das von der Wurzelhülle aufgesogene oder eventuell kondensierte Wasser mit den in ihm gelösten Stoffen dem Rindenparenchym der Wurzel zugeführt wird. An der Grenze zwischen Wurzelhülle und Rindenparenchym befindet sich eine charakteristisch ausgebildete Zellschicht, die Exodermis (oder äußere Endodermis), die alle wesentlichen Eigenschaften einer Schutzscheide in dem später (VII. Abschnitt) zu erörternden Sinne besitzt. Sie besteht aus zweierlei Zellen: zwischen mehr oder minder langgestreckten Elementen, deren an die Wurzelhülle grenzende Wandungen besonders häufig verdickt, doch nie von Tüpfelkanälen durchzogen sind, liegen zumeist in Längsreihen kurze, rundliche und plasmareiche Zellen, deren Wandungen fast immer dünn und zart bleiben (Fig. 88*d*). Die ersteren sind die eigentlichen Exodermiszellen; sie besitzen verkorkte Zellwände und zeichnen sich demnach durch relative Impermeabilität für Wasser aus. Derart verhüten sie die Austrocknung der Luftwurzel in Perioden andauernder Trockenheit; denn die Wurzelhülle kann eine solche Funktion als schützendes Hautgewebe natürlich nicht übernehmen. Die kleinen dünnwandigen Zellen dagegen repräsentieren die Durchgangsstellen für das von der Wurzelhülle gesammelte Wasser.

Die unmittelbar über den Durchlaßzellen befindlichen Zellen der Wurzelhülle, die Leitgeb als »Deckzellen« bezeichnet hat, sind bei verschiedenen Orchideen-Luftwurzeln durch den Besitz höchst eigentümlicher scheibenförmiger oder kugeliger Zellwandverdickungen ausgezeichnet. Leitgeb hat sie zuerst bei der Gattung Sobralia beobachtet und ihren feinfaserigen Bau nachgewiesen (Fig. 89). In neuerer Zeit sind sie von Meinecke genauer untersucht worden, der sie als Stab- oder Faserkörper bezeichnet. Bei vollkommener Ausbildung entstehen diese Gebilde zunächst als feine Membranleisten, auf denen sich senkrecht äußerst dünne Stäbchen erheben. Bald aber verweben sich diese Stäbchen und Fasern zu einer filzigen Masse von oft beträchtlicher Dicke. So wird ein äußerst poröser Faserkörper geschaffen, dessen Funktion von Leitgeb darin erblickt wird, daß er das Wasser an sich zieht, festhält und allmählich an die darunter liegende Durchlaßzelle abgibt. Nicht ausgeschlossen ist es aber, daß man es in den Faserkörpern mit kleinen, aber sehr wirksamen Kondensationsapparaten zu tun hat, wofür auch ihre Lagerung über den Durchlaßzellen spricht. Jene Forscher, welche das Kondensationsvermögen der Wurzelhülle gänzlich in Abrede stellen, könnten sie allenfalls als schützende Decken betrachten, welche die Transpiration durch die dünnwandigen Durchlaßzellen herabsetzen; schon Leitgeb hat auf diese Möglichkeit hingewiesen. Jedenfalls kann die Frage nach der Funktion dieser interessanten Gebilde nur auf experimentellem Wege definitiv beantwortet werden. —

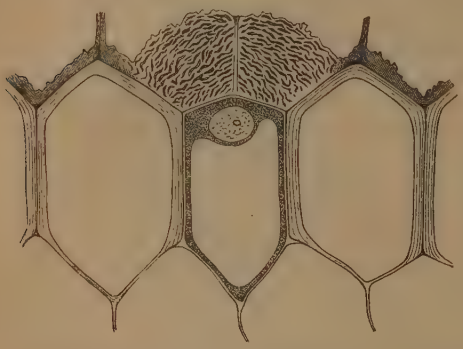


Fig. 89. Faserkörper über einer Durchlaßzelle der Exodermis einer Luftwurzel von Sobralia macrantha.

Bei einigen Pflanzen (namentlich bei Angraecum subulatum) wird die Wurzelhülle im Alter abgeworfen, und die Exodermis fungiert nun wie eine gewöhnliche Epidermis. Auch bei nachträglichem Eindringen von Luftwurzeln in den Boden erfolgt eine Abstoßung der Wurzelhülle.

Im Anschluß an die Wurzelhülle der Luftwurzeln sind hier noch einige anatomische Vorkommnisse bei den Moosen zu erwähnen[7]). Das Gemeinsame der Funktion liegt darin, daß es sich hier um kapillare Wasseraufnahme seitens oberirdischer Organe handelt.

Im Blatt der Laubmoosgattung Leucobryum, sowie anderer Leucobryaceen, wird die chlorophyllführende Zellschicht beiderseits von einer bis mehreren Lagen großer, farbloser und plasmaleerer Zellen bedeckt, deren Lumina durch große kreisförmige Löcher miteinander verbunden und auch nach außen geöffnet sind. Auf diese Weise ist das Assimilationsgewebe in ein System von Kapillaren eingeschlossen, welches, solange es mit Luft gefüllt ist, dem Blatt eine weiß-

liche Farbe verleiht (»Leucobryum«). Wird das Blatt benetzt, so füllt sich das Kapillargewebe sofort mit Wasser, und die grüne Farbe der assimilierenden Zellen tritt deutlich hervor.

Im Blatt der Torfmoose, der Sphagnaceen, fügen sich die langgestreckten Chlorophyllzellen zu einem Netz zusammen, dessen Maschen von den farblosen Kapillarzellen gebildet werden (Fig. 90). Die zur Aussteifung dienenden ring- und spiralfaserigen Verdickungen ihrer Zellwände kennzeichnen gegenüber den unverdickten Zellwänden des Leucobryumblattes bereits eine höhere Stufe der Anpassung. In den oberen Hälften der Astblätter sind die Ring- und Spiralfasern nach Russow als breite Platten und Bänder entwickelt, welche natürlich besonders wirksame Aussteifungseinrichtungen vorstellen. Die unverdickten Wandstellen sind mit großen, meist runden Löchern versehen, deren Ränder häufig von einem verdickten Faserringe umsäumt sind. — Auch das Stämmchen der Torfmoose ist mit einem Kapillarapparat ausgerüstet. Er besteht aus 2—4 Zellschichten und bildet die äußere Rindenhülle des Stämmchens. Die einzelnen Elemente zeigen den gleichen Bau wie die wasserspeichernden Zellen des Blattes, und da sowohl die Quer- wie die Längswände mit Löchern versehen sind, so kann sich das ganze Gewebe in kürzester Frist mit Wasser vollsaugen. Bei der großen Weite der einzelnen Zellen werden verhältnismäßig beträchtliche Wassermengen gespeichert und auch kapillar aufwärts geleitet.

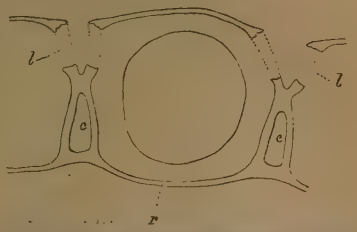


Fig. 90. Teil eines Querschnittes durch das Blatt eines abstehenden Astes von Sphagnum cymbifolium. *r* Ringleiste einer Kapillarzelle. *l* Löcher in den Außenwänden der Kapillarzellen. *c* Chlorophyllzellen. Nach Russow.

Nach dem Gesagten liegt hier ein Gewebe vor, das mehrere Funktionen (Wasseraufnahme, Wasserspeicherung und Wasserleitung) in sich vereinigt; es könnte demnach auch in anderen Abschnitten dieses Buches besprochen werden. Allein der anatomische Bau dieses Gewebes legte es nahe, die Besprechung an dieser Stelle vorzunehmen.

D. Wasserabsorbierende Haargebilde an Laubblättern[8]).

Nicht nur die Blätter der Moose und mancher Farne (Hymenophyllaceen), auch die Laubblätter vieler phanerogamer Landpflanzen besitzen die Fähigkeit, mit ihrer Oberfläche Wasser aufzunehmen. Wenn welke Laubblätter oder Laubsprosse, mit Ausschluß der Schnittfläche unter Wasser getaucht, nach einiger Zeit, oft schon nach wenigen Stunden, wieder vollkommen turgeszent werden, so ist damit eine Wasseraufnahme nachgewiesen, die unter Umständen von ökologischer Wichtigkeit sein kann. Daß aber die Fähigkeit welkender Laubblätter, Wasser zu absorbieren, nicht immer eine besonders erworbene nützliche Anpassungserscheinung vorstellt, ergibt sich aus der Tatsache, daß jede benetzbare Cuticula für Wasser mehr oder minder durchlässig ist, und daß infolgedessen die osmotische Saugkraft der welkenden Blattgewebe auf jeden Fall ein gewisses Wasserquantum durch die Außenwände der Epidermis ins Innere des Blattes zu schaffen vermag. Dieser Vorgang vollzieht sich so wie die Transpiration

mit physikalischer Notwendigkeit; seine Regulierung dagegen, im Interesse der normalen und ungestörten Funktion der Laubblätter, ist ein Ergebnis besonderer Anpassung, welche die Pflanzen bloß unter bestimmten ökologischen Verhältnissen zeigen: trockenes Klima und trockene Standorte nötigen die Pflanze, jeden Regen- und Tautropfen, der das Blatt benetzt, sofort auszunützen, d. h. aufzusaugen.

Die Regulierung der Wasseraufnahme seitens der Laubblätter, wodurch diese zu einem normalen Lebensvorgange wird, erfolgt in erster Linie dadurch, daß die Absorption des Wassers nicht der Gesamtepidermis überlassen bleibt. Es werden vielmehr besonders differenzierte Eintrittsstellen gebildet, die meist auch in anatomischer Hinsicht scharf ausgeprägt sind. Als erster Schritt in dieser Richtung kann es gelten, wenn die Außenwände der Epidermis über den Blattrippen in höherem Maße für Wasser durchlässig sind. Fast immer sind es aber besonders gebaute Haargebilde, welche die Wasseraufsaugung besorgen; sie sollen daher im nachstehenden kurzweg als Saughaare, Saugschuppen bezeichnet werden. Doch auch noch eine andere Kategorie von Organen — in morphologischer Hinsicht gleichfalls Haare oder umgewandelte Epidermiszellen — kann bei der Wasseraufsaugung beteiligt sein. Es sind das die in einem späteren Abschnitt zu besprechenden Hydathoden, welche zunächst als Organe der Wasserausscheidung fungieren, in manchen Fällen jedoch auch von außen dargebotenes Wasser zu absorbieren imstande sind. Eine scharfe Grenze zwischen Trichomen, die nur als Saughaare, und solchen, welche als Hydathoden anzusprechen sind, läßt sich allerdings nicht ziehen. Die Hydathoden älterer Blätter dienen nicht selten nur mehr der Absorption des Wassers, und bei nahe verwandten Pflanzen von verschiedener Lebensweise kann phylogenetisch dasselbe Trichom einmal als Hydathode, das andere Mal nur als Saughaar fungieren.

Niemals wird aber von Laubblättern unter normalen Verhältnissen das Wasser durch die Spaltöffnungen aufgenommen, wie von verschiedenen Seiten behauptet oder als möglich hingestellt worden ist. Die Spaltöffnungen sind — wenn wir von den streng lokalisierten Wasserspalten absehen — ausschließlich die Ausgangsöffnungen des Durchlüftungssystems und als solche sogar mit verschiedenen Schutzeinrichtungen versehen, die den Eintritt von Wasser in die Durchlüftungsräume, die kapillare Verstopfung der Spalten mit Wasser, verhüten sollen. Wenn beim Experiment unter Wasser getauchte Blätter stellenweise transparent werden und auf diese Weise erkennen lassen, daß Wasser durch die Spaltöffnungen eingedrungen ist und die Interzellularräume injiziert hat, so ist dies eine durch die unnatürliche Versuchsbedingung herbeigeführte Erscheinung, welche auf die normalen Verhältnisse keinen Rückschluß gestattet. —

Unter den in trockenen, heißen Klimaten lebenden Pflanzen sind es besonders die Wüstengewächse, deren Laubblätter Saughaare besitzen; sie werden dadurch befähigt, den nächtlichen Taufall auszunützen, der sich z. B. in der ägyptisch-arabischen Wüste vom November bis zum April fast allnächtlich einstellt und oft sehr ausgiebig ist. Auch zahlreiche Vertreter der Mediterranflora sind mit Saughaaren ausgerüstet, und zweifelsohne weisen auch manche Pflanzen unserer heimischen Flora, die trockenen, sonnigen Standorten angepaßt sind, an ihren Laubblättern Saughaare auf. Unter den epiphytischen Pflanzen sind wasserabsorbierende Trichome bisher bloß bei den Bromeliaceen beobachtet

worden, hier allerdings in sehr merkwürdiger und vollkommener Ausbildung.

Ihrer äußeren Gestalt nach erscheinen die wasserabsorbierenden Trichome als typische Haare oder Borsten, als Köpfchen- und Keulenhaare und endlich als Schild- oder Schuppenhaare.

Die typischen Saughaare können ein- oder mehrzellig sein. Einzellige Saughaare hat Volkens bei Diplotaxis Harra und einigen Heliotropiumarten der ägyptisch-arabischen Wüste beschrieben. Ich kann seine Angaben nach Untersuchung des von mir gesammelten Materials im wesentlichen bestätigen. Die steif abstehenden Borstenhaare der erstgenannten Crucifere (Fig. 91*A*) sind fast bis zum kolbig erweiterten Fußstück hinab mit in die Länge gestreckten Knötchen versehen und auf ihrer ganzen Außenseite von einer zarten Cuticula

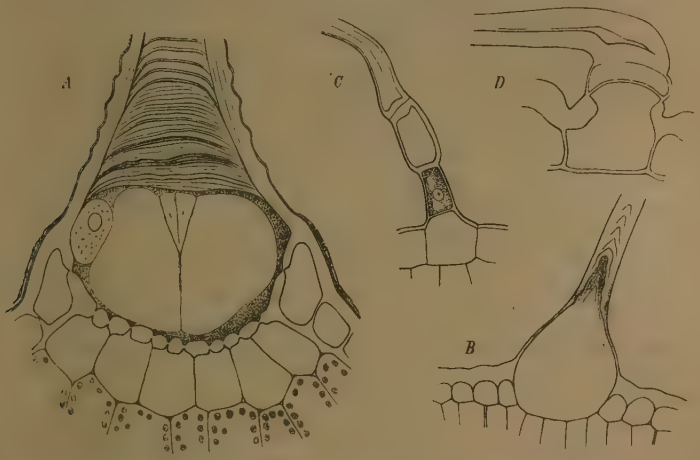


Fig. 91. Wasserabsorbierende Haare: *A* von Diplotaxis Harra, *B* von Heliotropium luteum, *C* von Centaurea argentea, *D* von Convolvulus Cneorum.

überzogen, an die sich sofort die Zelluloseschichten der Zellwände anschließen. Der ziemlich dicke Wachsüberzug der Epidermis reicht nur bis zur Basis der Borste heran, welche im Gegensatz zur gesamten Blattfläche allein benetzbar ist. Das Lumen des Haares ist bis zum kolbigen Fußstück herab von schön geschichteten Zellulosemassen ausgefüllt. Im Lumen des Fußstücks ist ein dicker plasmatischer Wandbeleg mit großem Zellkern vorhanden. Die verdickten Seiten- und Innenwände des Fußstücks sind reich getüpfelt, die daran grenzenden Parenchymzellen chlorophyllos, radialgestreckt, als Wassergewebszellen entwickelt. — Läßt man ein abgeschnittenes Blatt welken und benetzt es nach beginnender Erschlaffung wiederholt mit Wasser, so wird es binnen kurzer Zeit wieder vollkommen turgeszent. Da die von einem Wachsüberzug bedeckten Epidermiszellen nicht benetzbar sind, so kann die Wasseraufnahme nur seitens der geschilderten Haare erfolgen. In der Natur spielt sich der Vorgang zweifelsohne in der Weise ab, daß die Tautropfen an den Haaren herabrinnen, an der benetzbaren Basis aufgesaugt und durch die tüpfelreiche Innenwand des Fuß-

stückes den benachbarten wasserspeichernden Zellen zugeführt werden. — Während bei Diplotaxis Harra die ringförmige Absorptionszone an der Haarbasis anatomisch nicht weiter ausgezeichnet ist, bleibt sie bei den sonst ähnlich gebauten, doch schlankeren Saughaaren von Heliotropium luteum, undulatum und arbaïnense sehr dünnwandig. Besonders auffallend ist der Gegensatz zwischen der dickwandigen Epidermis und der zartwandigen Haarbasis bei Heliotropium luteum (Fig. 91 *B*).

Die mehrzelligen Saughaare bilden häufig einen filzigen Überzug auf Ober- und Unterseite der Blätter. Natürlich ist nicht jeder Haarfilz imstande, Wasser zu absorbieren. Wenn er aber benetzbar ist und auffallende Wassertropfen rasch einsaugt, wenn ferner welke filzige Blätter, unter Wasser getaucht oder bespritzt, sich wieder erholen und turgeszent werden, wenn schließlich dünnwandige, plasmareiche Zellen an der Basis der Haare die Eintrittsstellen des Wassers andeuten, dann darf man mit ziemlicher Sicherheit annehmen, daß die betreffenden Filzhaare zugleich auch Saughaare sind. Nach den Untersuchungen von Volkens und E. Gregory sind die hierher gehörigen Haarformen meist derart gebaut, daß einer oder mehreren dünnwandigen, plasmareichen Basalzellen, den »Saugzellen« des Haares, ein lufterfüllter, zuweilen bis zum Verschwinden des Lumens verdickter Zellfaden oder auch eine einzige langgestreckte Zelle aufsitzt. Diese abgestorbenen Teile der Haare verfilzen sich untereinander (Petasites albus, niveus, Helichrysum graveolens, Salvia argentea, Alfredia nivea, Inula Helenium, Atractylis flava, Ifloga spicata u. a.), oder sie bilden, indem sie sich alle in gleicher Richtung nebeneinanderlegen, eine glatte, glänzende Haardecke (Convolvulus Cneorum, Plantago cylindrica u. a.). Neben ihrer schon im III. Abschnitte besprochenen Funktion als Schutzmittel zur Einschränkung der Transpiration haben die in Rede stehenden Haarpartien auch die Aufgabe, die Tau- und Regentropfen kapillar festzuhalten und zu den basalen Saugzellen hinabzuleiten.

Zwei Beispiele mögen diesen Typus von Saughaaren noch mehr verdeutlichen. Die Laubblätter von Centaurea argentea besitzen beiderseits einen sehr dichten Haarfilz, der aus unverzweigten Saughaaren besteht (Fig. 91 *C*). Über der Fußzelle befinden sich 1—3 dünnwandige, wenig gestreckte Saugzellen, welchen eine ziemlich dickwandige breitere Zelle folgt. Diese ist durch eine sehr dicke Querwand von der langgestreckten, lufterfüllten Endzelle getrennt. Ein welkes, mit Ausschluß der Schnittfläche unter Wasser getauchtes Blatt nahm innerhalb 24 Stunden 13% seines Gewichtes an Wasser auf und erreichte seine frühere Turgeszenz vollständig wieder. Die Blätter von Convolvulus Cneorum besitzen beiderseits eine glänzende Haardecke aus dicht nebeneinander gelagerten Haaren, deren gestreckte Endzelle sehr dickwandig ist, während die niedere, scheibenförmige Saugzelle, welche dem Fußstück aufsitzt, sehr dünne Außenwände besitzt (Fig. 91 *D*). Da auch die Epidermisaußenwände sehr dick sind, so fällt die Dünnwandigkeit der Saugzelle besonders auf. Ein welkes Blatt, dessen Haardecke einen aufgesetzten Wassertropfen sehr rasch einsog, erfuhr nach 24stündigem Verweilen im Wasser (die Schnittfläche ragte natürlich heraus) eine Gewichtszunahme von 10%. — Daß man bei derartigen Versuchen besonders darauf achten muß, die zweite Wägung nicht früher vorzunehmen, bevor nicht das zwischen den Haaren kapillar festgehaltene Wasser verdampft ist, mag nebenher bemerkt werden.

Eingesenkte, sitzende oder kurz gestielte Köpfchen- und Keulenhaare von nicht drüsiger Beschaffenheit, auf deren große Verbreitung bereits de Bary hingewiesen hat, scheinen in vielen Fällen einen besonderen Typus der Saughaare darzustellen. Das plasmareiche, ein- oder mehrzellige Köpfchen oder keulige Ende des Haares fungiert dann als eigentliches Saugorgan. Die Stielzelle weist an ihrer Außenwand häufig eine ringförmige Membranverdickung auf, die stark cutinisiert ist; die Eintrittsstelle des Wassers aus dem Köpfchen in das Innere des Blattes wird so auch bei starkem Welken stets gleich weit erhalten. Das ein- oder mehrzellige Fußstück endlich ist oft stark verbreitert, so daß eine möglichst große Anzahl von assimilierenden Zellen den unmittelbaren Anschluß an diesen Teil des Organs gewinnt. Bei Peperomia scandens ist die Fußzelle langgestreckt und reicht oft tief in das Wassergewebe der Blattoberseite hinab. — Wenn man derartige Organe an Blättern beobachtet, deren rasche und ausgiebige Wasseraufnahme experimentell festgestellt ist, und wenn dann ferner der rasche Eintritt von gelösten Farbstoffen in das Innere der betreffenden Haargebilde, sowie beschleunigte Plasmolyse auf eine ansehnliche Permeabilität ihrer Außenwände und der Cuticula hindeuten, so wird man mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit annehmen dürfen, daß die betreffenden Trichome als Wasserabsorptionsorgane fungieren. Der Umstand, daß sie in der Regel unter das Niveau der Epidermis eingesenkt sind, oder durch eine Krümmung der Stielzelle mit der Epidermis in unmittelbare Berührung kommen, begünstigt natürlich die Aufsaugung dünner Wasserschichten. Als Beispiele, welche allerdings noch einer genaueren Untersuchung bedürftig sind, seien hier die Köpfchenhaare von Syringa vulgaris und die Keulenhaare von Vaccinium vitis idaea (nach Lundström) angeführt. Überhaupt ist dieser Typus von Saughaaren noch ungenügend bekannt; in vielen Fällen dienen sie, wie wir in einem späteren Abschnitte hören werden, zugleich als wasserausscheidende Organe.

Am vollkommensten sind die Saugschuppen der epiphytischen Bromeliaceen ihrer Funktion angepaßt, deren genauere Kenntnis wir in erster Linie A. F. W. Schimper verdanken. Bei den Rosetten bildenden Bromeliaceen, deren Blattbasen als Wasserreservoire fungieren, treten die Saugschuppen hauptsächlich an letzteren auf, während bei den rasenbildenden und langstengeligen Arten (Tillandsia) die Blätter und Stengel mit Schildhaaren ganz bedeckt sind.

Der anatomische Bau der Saugschuppen ist im allgemeinen der folgende (Fig. 92): Dem mehr oder minder verbreiterten, ein- oder mehrzelligen Fußstücke sitzt ein trichterförmiger, unter das Niveau der Epidermis eingesenkter Stiel auf, der aus 3—4 flachen, zartwandigen, plasmareichen Zellen besteht; diese sind offenbar als die eigentlichen Saugzellen zu betrachten. Der Stiel wird von einem annähernd kreisrunden oder unregelmäßig gestalteten Schilde bedeckt; die Zellwände seiner Randzellen, welche nicht selten eine radiale Streckung zeigen, sind bei den Tillandsien zu einem membranösen, radialgerippten Flügel ausgezogen. Im Gegensatz zu den lebenden Stielzellen sind die Rand- und Binnenzellen des Schildes abgestorben. Die obersten Zellwände (Außenwände des Schildes) sind bei Arten mit ganz eingesenkten Schuppenhaaren und bei Bewohnern feuchter, schattiger Standorte nur wenig verdickt, bei Arten mit über die Oberfläche hervorragenden Schuppen dagegen von bedeutender Mächtigkeit. In allen Fällen aber sind die Außenwände des Schildes ganz cutinfrei; bei Behandlung

mit konzentrierter Schwefelsäure lösen sie sich vollständig auf. Nach Mez bestehen sie aus einem Zellulosegerüst mit reichlich eingelagerten Pektinstoffen. Die Cuticula bleibt entweder als äußerst zartes Häutchen erhalten (Tillandsia usneoides), oder sie wird ebenfalls vollständig gelöst (Vriesea psittacina).

Wenn man ein dicht mit Saugschuppen besetztes Bromeliaceenblatt mit Wasser benetzt, so wird dieses rasch eingesogen, und die weißliche Farbe des Blattes weicht einer reingrünen Färbung. Bei mikroskopischer Untersuchung sieht man, daß sich die Zellen des Schildes mit Wasser füllen. Es handelt sich dabei, wie Steinbrinck gezeigt hat, um eine von den »geschrumpfelten« Deckelzellen ausgehende Saugwirkung, die dadurch zustande kommt, daß die im trockenen Zustande verbogenen Zellwände sich unter Wasseraufnahme gerade strecken, indem bei der Imbibition ihre elastischen Kräfte wieder zur

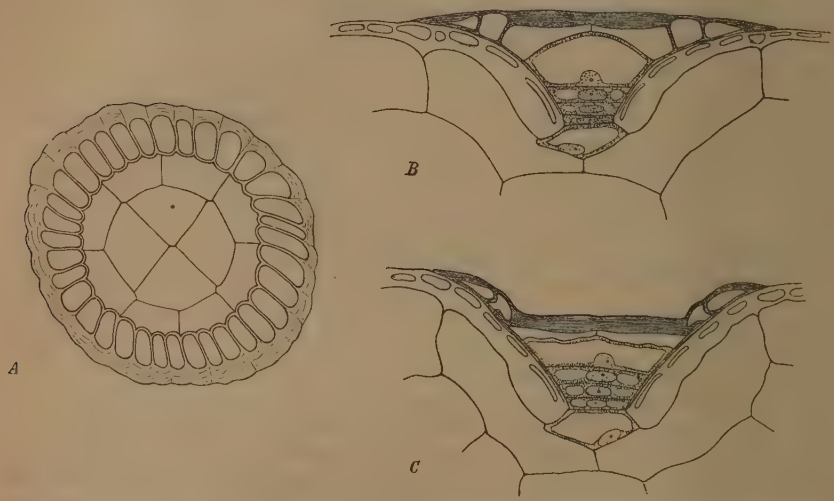


Fig. 92. Saugschuppen von Vriesea psittacina. *A* Oberflächansicht. *B* Durchschnitt durch eine turgeszente, *C* durch eine kollabierte Saugschuppe.

Geltung kommen. — Wird ein Tropfen Kalilauge auf die Epidermis gesetzt und nach wenigen Sekunden wieder abgewischt, so zeigt sich, daß rings um jede Schuppe der vorher farblose Inhalt der Epidermis goldgelb gefärbt ist. Bei Plasmolysierungsversuchen mittels Kochsalzlösung sieht man die Kontraktion des Plasmaschlauchs zuerst in den die Basis der Schuppen umgebenden Parenchymzellen eintreten. All dies weist im Verein mit der Tatsache, daß die epiphytischen Bromeliaceen nur Haftwurzeln besitzen oder selbst wurzellos sind und bei bloßer Benetzung der Blätter wochenlang frisch bleiben, auf die hervorragende Eignung ihrer Schuppenhaare zur Absorption von Wasser, beziehungsweise wässeriger Nährstofflösung hin.

Mit einigen Worten ist jetzt noch auf die Bedeutung der verdickten Außenwände des Schildes einzugehen. Ist dieser trocken, so sind die dünnen Seitenwände wellig verbogen, und die dicken Außenwände liegen wie ein Deckel dem

lebenden Stiele der Schuppe fast unmittelbar auf. Bei Wasserzutritt strecken sich die Seitenwände wieder gerade, der Deckel wird gehoben. So dient dieser in trockenen Zeitperioden als Schutzmittel gegen Wasserverlust durch die dünnwandigen Stielzellen hindurch[9]). Besonders deutlich kommt diese Funktion des »Deckels« bei Vriesea psittacina zum Ausdruck. Der runde Schild der Saugschuppe (Fig. 92 *A*) besteht aus zahlreichen radial gestreckten Randzellen, dann folgt nach innen ein Kranz von acht tangential gestreckten Zellen, und die Mitte des Schildes wird von vier großen, kreuzweise angeordneten Zellen eingenommen. Die Außenwände dieser letzteren sind allein stark verdickt und bilden den Deckel (Fig. 92 *B*). Nach stärkerer Transpiration sinkt dieser so weit herab, daß er mit seinen Rändern die Wand des vom Stiele gebildeten Trichters unmittelbar berührt und letzteren vollkommen abschließt (Fig. 92 *C*).

Die wasserabsorbierenden Trichome sind, von wenigen Ausnahmen abgesehen, auch an den Eintrittsstellen des Wassers mit einer in Schwefelsäure unlöslichen Cuticula versehen. Ob ihre bedeutende Permeabilität für Wasser auf einem abweichenden chemischen Verhalten beruht, oder auf besonderen Struktureigentümlichkeiten — etwa dem Vorhandensein von äußerst feinen Poren, die sich der mikroskopischen Wahrnehmung entziehen —, diese Frage läßt sich derzeit nicht beantworten.

In physiologischer Hinsicht ist zum Schluß noch die weitere Frage aufzuwerfen, ob die lebenden Protoplasten der wasserabsorbierenden Trichome bei der Wasseraufsaugung aktiv tätig sind und gewissermaßen wie Pumpen wirken, oder ob der Eintritt des Wassers bloß durch die osmotische Saugkraft bewirkt wird, welche im lebenden Blattparenchym beim Welken zustande kommt; in diesem Falle würden die betreffenden Zellen der Haare nur als leicht permeable Durchlaßstellen fungieren. Obgleich die letztere Möglichkeit nicht unbedingt auszuschließen ist und in Fällen unvollkommener Anpassung voraussichtlich zutrifft, so ist doch nach Analogie mit den Wurzelhaaren als wahrscheinlich anzunehmen, daß die durch besonderen Plasmareichtum ausgezeichneten Zellen der besprochenen Haargebilde (sowie auch die plasmareichen Durchlaßzellen der Luftwurzeln) bei der Wasseraufsaugung aktiv tätig sind, daß sie selbst die Pumpkraft entwickeln, durch die das Wasser in das Innere des Blattes gepreßt wird. Natürlich würde es sich hier um andere Pumpkräfte handeln, als die, durch welche das Wasser zunächst in die toten Zellen der Saughaare, wie bei den Bromeliaceenschuppen, befördert wird.

III. Die Absorption organischer Nährstoffe.

A. Das Absorptionssystem der Embryonen und Keimpflanzen.

Jede Keimpflanze kann in ihren ersten Entwickelungsstadien, solange sie von den mütterlichen Reservestoffen zehrt, als eine Schmarotzerpflanze betrachtet werden. Dieser Parasitismus beginnt schon mit der ersten Entwickelung des Embryos und findet seinen Abschluß mit dem Ende der Keimungsperiode. Dementsprechend lassen sich die Einrichtungen, die zur Absorption der plastischen Nährstoffe dienen, in zwei Gruppen einteilen: die erste Gruppe umfaßt jene Saugorgane, die den sich entwickelnden Embryo mit Baustoffen versorgen,

solange noch dieser in der reifenden Frucht mit der Mutterpflanze zusammenhängt. Die zweite Gruppe enthält jene Einrichtungen, welche die Absorption der Reservestoffe seitens der jungen Keimpflanze vermitteln, wenn der von der Mutterpflanze losgetrennte reife Same nach einer längeren oder kürzeren Ruheperiode im Erdreich zu keimen beginnt.

In der ersten Gruppe können die Saugorgane gebildet werden: 1. vom Embryosack, 2. vom Endosperm, 3. vom Suspensor des Embryos, 4. von den Antipoden (verschiedene Compositen, Rubiaceen), 5. von einer Synergide (Calendula), 6. vom Pollenschlauch (Cucurbita nach Longo). — Die drei ersten Fälle sollen nun durch einige Beispiele erläutert werden[10]).

Bei verschiedenen Linumarten fungiert der untere Teil des Embryosackes (der Makrospore), der später vom oberen Teile durch eine Einschnürung abgetrennt wird, als Haustorium. Es enthält in seinem Protoplasma einige Endospermkerne, doch kommt es nicht zur Zellwandbildung. In diesen und ähnlichen einfachen Fällen bleibt der als Saugorgan fungierende Teil des Embryosackes unverzweigt. Eine höhere Stufe der Anpassung liegt vor, wenn Verzweigung und mithin Oberflächenvergrößerung eintritt. Das ist nach Billings z. B. bei Globularia cordifolia der Fall. Das obere Ende des Embryosackes durchwächst schlauchartig den Mikropylekanal, breitet sich über das ganze obere Ende der Samenanlage aus, gelangt mit der Fruchtknotenwand in Berührung und treibt schließlich fadenförmige Auswüchse, welche teils zwischen den jungen Samen und der Fruchtknotenwand hinabwachsen, teils aufwärts längs des Funiculus gegen die Placenta sich erstrecken.

Die Bildung von Endospermhaustorien ist zuerst von Treub bei der Verbenacee Avicennia officinalis beobachtet worden. Das Endosperm tritt samt dem darin befindlichen Embryo aus der Mikropyle in die Fruchthöhle hinaus, eine einzige, enorm große, sich reich verzweigende Zelle ausgenommen, die als »Cellule cotyloide« zunächst den Nucellus, später auch die Placenta nach allen Richtungen hin durchwuchert und so als Haustorium fungiert. Bei der schon oben erwähnten Globularia cordifolia wachsen die unteren Zellen des Endosperms schlauchförmig in das benachbarte Integument hinein, das schließlich von einem ganzen System von Haustorialschläuchen durchwuchert und ausgesaugt wird.

Bei einigen viviparen Mangrovepflanzen sind von mir sehr merkwürdige Endospermhaustorien entdeckt und eingehend beschrieben worden. Bei der Rhizophoracee Bruguiera eriopetala bildet das die vier an der Basis verwachsenen Keimblätter in dünner Lage umkleidende Endosperm zahlreiche wurzelhaarartige oder lappige Haustorien. Ihre Entwickelung geht folgendermaßen vor sich. Bei der Entwickelung der jungen Frucht wird das primäre Endosperm von den Keimblättern bis auf ganz vereinzelte, halblinsenförmige plasmareiche Zellen verdrängt, die der Oberfläche der Keimblätter dicht anliegen. Diese Endospermzellen entwickeln sich nun zu mehrzelligen, scheibenförmigen Endosperminseln weiter, die schließlich mit ihren Rändern mehr oder minder vollständig verschmelzen und ein- bis vielzellige Saugfortsätze in das sehr locker gebaute Parenchym des Integumentes hineinsenden (Fig. 93 *B*). Nicht minder auffallend ist es, daß an zahlreichen Stellen einzelne Endospermzellen schlauchartige Fortsätze zwischen die palisadenartig gestreckten Zellen der Keimblätter hineintreiben (Fig. 93 *A*). Natürlich besitzen diese Fortsätze hier nicht die Be-

deutung von Haustorien, sondern stellen offenbar Einrichtungen vor, die eine möglichst innige Verbindung des aufsaugenden Endosperms mit dem Keimling, an den die Nährstoffe abgegeben werden sollen, zum Zweck haben. Es ist das Prinzip der Oberflächenvergrößerung, das nicht nur den Bau der aufnehmenden, sondern auch den der abgebenden Seite des Endosperms beherrscht.

Auch bei der viviparen Myrsinee Aegiceras majus kommen Endospermhaustorien in Gestalt von keilförmigen, nicht selten verzweigten Lappen und Leisten sowie in Gestalt von Zotten vor, doch beschränkt sich ihr Auftreten ausschließlich auf die Placentargegend, von wo aus die Zufuhr der Bau- und Reservestoffe erfolgt.

Der Vorteil, der mit der Bildung von Endospermhaustorien für die Ernährung der großen Keimlinge viviparer Gewächse verknüpft ist, liegt auf der Hand. Unwillkürlich denkt man dabei an die reichverzweigten Chorionzotten und -lappen in der Placenta der Säugetiere, die ja auch nichts anderes als wahre Haustorien sind. —

Wenn sich der junge Embryo sein Haustorium selbst bildet, so geschieht dies durch Ausbildung eines Embryoträgers oder Suspensors, dessen Gestaltung zuweilen sehr schön das Prinzip der Oberflächenvergrößerung erkennen läßt. So wurde von Treub gezeigt, daß bei Phalaenopsis grandiflora, Schilleriana u. a. die vier Zellen des Suspensors zu je zwei langen Schläuchen auswachsen, von denen die einen in das Exostom eindringen, die anderen wie ein Hyphenbündel den Embryo umhüllen. Bei einer anderen Orchidee, Stanhopea oculata, entsteht durch Teilung der befruchteten Eizelle zunächst ein aus 10 bis 15 Zellen bestehender kugliger Proembryo; mit Ausnahme einer einzigen Zelle, aus der der Embryo hervorgeht, wachsen alle Zellen zu langen Schläuchen aus, die sich zwischen die Zellen der Samenknospe bis zur Epidermis eindrängen und teilweise auch ins Exostom vorschieben. Bei Tectona grandis sind die am unteren Teile des Embryoträgers auftretenden großen »Saugblasen« nach S. H. Koorders umgewandelte Endospermzellen, die mit dem Embryoträger innig verwachsen sind. Bei ein und derselben Pflanze können also entwickelungsgeschichtlich sehr verschiedene Dinge als Saugorgane fungieren.

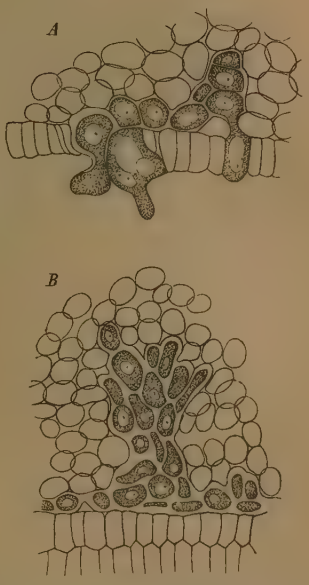


Fig. 93. Endospermhaustorien von Bruguiera eriopetala. *A* bei der Loslösung des Integumentes von den Kotylen ist das Palisadenepithel der letzteren am Integument hängen geblieben; es wird durchsetzt von einzelnen Fortsätzen der Endospermhaustorien. *B* größeres Endospermhaustorium. Das rundzellige Gewebe gehört dem Integument, die palisadenförmig gestreckten Zellreihen gehören einem Keimblatt an.

Gehen wir nun zur Aufsaugung der Reservestoffe beim Keimungsprozesse über. Wenn sich die Baustoffe, welche die Mutterpflanze dem Keimlinge

mit auf den Weg gibt, ausschließlich in seinen eigenen Organen aufspeichern — vor allem sind es die Keimblätter, die dazu dienen —, so kommt der vorübergehende Parasitismus des Keimlings weder in seiner äußeren Gliederung noch im anatomischen Bau zum Ausdruck. Beides ist nur möglich, wenn die Reservestoffe in Geweben abgelagert werden, die mit dem Keimling in keinem organischen Zusammenhange stehen. Solche Nährstoffbehälter sind das Endosperm, in seltneren Fällen das Perisperm. Der Keimling hat ihnen die Baustoffe in gleicher Weise zu entziehen, wie ein Schmarotzer seiner Wirtpflanze, und besitzt deshalb ein Absorptionsgewebe, in Fällen vollkommenerer Anpassung sogar ein eigenes Absorptionsorgan.

Wenn der Keimling vom Speichergewebe rings umschlossen ist, so nimmt gewöhnlich seine ganze Oberfläche, soweit sie mit jenem Gewebe in Berührung steht, die gelösten Nährstoffe auf; besonders sind es die Keimblätter, deren protodermales Gewebe anfänglich als Absorptionssystem fungiert und sich erst später zur typischen Oberhaut ausbildet. In diesem einfachsten Falle haben wir es also mit einer Erscheinung des Funktionswechsels zu tun; ein spezifisches Absorptionssystem wird nicht ausgebildet. — Dieselbe Art der Nährstoffaufnahme findet in der Regel statt, wenn der Keimling dem Endosperm nur seitlich anliegt. In den Samen von Agrostemma Githago z. B. grenzt der Keimling nur mit der Unterseite eines Keimblattes an das Speichergewebe, und die betreffende Zellage wird nach Beendigung ihrer Funktion als aufsaugendes Gewebe genau so zu einer spaltöffnungsreichen Epidermis, wie die an die Samenschale grenzende Zellschicht des äußeren Keimblattes, welche direkt zur Oberhaut wird. Allerdings unterscheidet sich hier das absorbierende Epithel vom nicht absorbierenden durch eine deutliche Radialstreckung seiner Zellen, womit bereits eine Annäherung an den Bau des spezifischen Absorptionsgewebes gegeben ist.

Das Vorhandensein eines solchen spezifischen Absorptionsgewebes setzt auch bei der Keimpflanze den Besitz eines besonderen Absorptionsorgans voraus. Derartige mit Haustorien vergleichbare, oder geradezu als Haustorien zu bezeichnende Organe finden sich namentlich an den Keimlingen verschiedener Monokotylen vor. Gewöhnlich ist es der obere Teil des Kotyledonarblattes, der, bei der Keimung im Endosperm stecken bleibend, als Saugorgan fungiert. Ein ebenso schönes als bekanntes Beispiel hierfür bietet der keimende Same der Dattelpalme.

Die Absorptionsgewebe dieser Saugorgane treten, so wie an den Wurzeln der grünen Pflanzen, in zwei verschiedenen Ausbildungsstufen auf. Die erste Stufe kennzeichnet sich durch niedrige Absorptionszellen, deren Außenwandungen höchstens papillenförmige Ausstülpungen zeigen. Bei dieser verhältnismäßig geringen Oberflächenentfaltung geht natürlich die Aufsaugung der Reservestoffe nur langsam vor sich. Es dauert oft wochen-, ja monatelang, bevor das Endosperm vollständig entleert ist. Eine solche Verlangsamung liegt eben in den biologischen Bedürfnissen der betreffenden Keimpflanze, und der einfache Bau ihres Absorptionsgewebes genügt diesen Bedürfnissen vollständig. Bei den Palmen, Liliaceen, Irideen, Zingiberaceen, Marantaceen, Cyperaceen u. a. ist bisher nur diese erste Ausbildungsstufe des Absorptionsgewebes beobachtet worden.

Von größerer Vollkommenheit ist das Absorptionsgewebe des Graskeimlings[11]), welches die an das Endosperm grenzende Rückenfläche des Scutellums d. i. des Cotyledo, bekleidet (Fig. 94 *A*). Im ruhenden Zustande des Keimes besteht dieses Gewebe gewöhnlich schon aus gestreckten und senkrecht zur Oberfläche des Schildchens orientierten Zellen, die aber seitlich noch in lückenlosem Zusammenhange stehen. Bei der Keimung vergrößert sich das Schildchen um ein beträchtliches, und die Absorptionszellen, deren Breitenwachstum hiermit nicht gleichen Schritt hält, weichen teilweise oder ganz auseinander. So entstehen zahlreiche nach außen offene Interzellularspalten, und einzelne Zellen oder Zellgruppen werden ringsum vollständig isoliert (Fig. 94 *B*). Die hierdurch erzielte Oberflächenvergrößerung wird noch durch das oft sehr ausgiebige Längenwachstum der Absorptionszellen gesteigert. Sie besitzen z. B. am ruhenden Keim von Triticum vulgare eine durchschnittliche Länge von 0,023 mm, dagegen im ausgewachsenen Zustande, zur Zeit der lebhaftesten Aufsaugung, eine Länge von 0,09 mm. Bei Zea Mais sind die Absorptionszellen im ruhenden Zustande 0,025, im ausgewachsenen Zustande 0,071 mm lang. Die vollkommen ausgebildeten Absorptionszellen des Scutellums erscheinen demnach zumeist als langgestreckte, am oberen Ende abgerundete Schläuche, deren Länge den Breitendurchmesser um das 4—12 fache übertrifft. Die Zellwandungen sind natürlich von zarter Beschaffenheit. Auffallend ist der Plasmareichtum der Zellen; im unteren Zellende liegt gewöhnlich der Zellkern. Nach beendeter Keimung und Entleerung des Endosperms kollabieren die Zellen, die Seitenwände werden gefaltet, und der plasmatische Zellinhalt verschwindet vollständig.

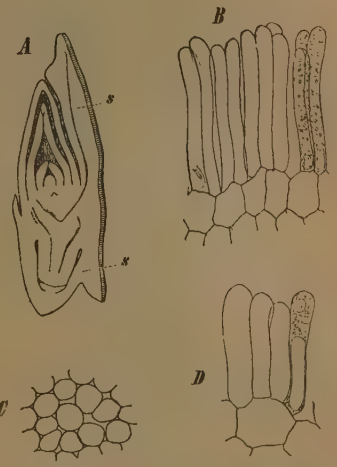


Fig. 94. *A* Keimling von Triticum vulgare im ruhenden Zustande; *ss* das Scutellum mit dem Absorptionsgewebe. V. 16. *B* die schlauchförmigen Absorptionszellen des Scutellums eines älteren Keimpflänzchens. V. 230. *C* die gleichen Zellen im Querschnitt. *D* Absorptionszellen eines Keimpflänzchens von Stipa calamagrostis. V. 320.

Eine merkwürdige Annäherung an den Bau des typischen Absorptionsgewebes der Wurzeln habe ich an dem aufsaugenden Gewebe des Scutellums von Briza minor beobachtet (Fig. 95). Vor Beginn der Keimung sind hier die Absorptionszellen nur ebenso hoch als breit (0,017 mm); an einer Keimpflanze, deren Plumula 3 mm hoch war, betrug die Länge der Absorptionszellen bereits 0,086 mm, und im ausgewachsenen Zustand erreichen sie eine durchschnittliche Länge von 0,15 mm. Die Schläuche erscheinen dabei als Ausstülpungen der oberflächlichen Zellage des Scutellums, genau so wie die typischen Wurzelhaare. Das vollkommen ausgebildete Scutellum zeigt im Längsschnitt ein eigentümliches Aussehen, weil sein oberer Rand zu einem hohen Saum ausgewachsen ist, der beiderseits Absorptionszellen trägt.

Außer den Graskeimlingen sind auch die Keimpflänzchen der Commelynaceen mit einem vollkommener ausgebildeten Absorptionsgewebe versehen. Bei Tradescantia erecta bleibt der fadenförmige Stiel des Cotyledonarblattes mit seinem knopfförmigen Ende im Samen stecken. Dieses stecknadelkopfgroße Haustorium (Fig. 96 *B*) ist auf seiner ganzen Oberfläche mit plasmaerfüllten Absorptionszellen versehen, die ungefähr 0,07 mm hoch und 0,03 mm breit sind und seitlich nur locker zusammenhängen.

In stärkehaltigen Samen sondern die Absorptionsgewebe der Keimlinge während der Keimung ein stärkelösendes Enzym, Diastase, aus und tragen so dazu bei, die Stärke aufnahmsfähig zu machen. Es ist dies eine analoge Erscheinung, wie die Säureausscheidung seitens der Wurzelhaare. Wenn man

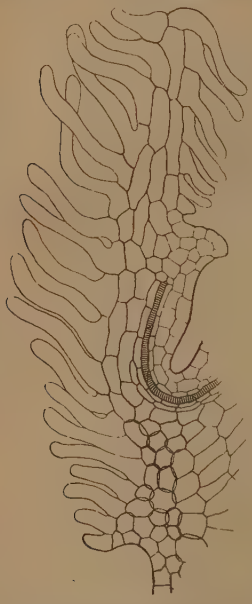


Fig. 95. Das Schildchen (Haustorium) des Keimlings von Briza minor. Links das Absorptionsgewebe mit seinen wurzelhaarartigen Ausstülpungen.

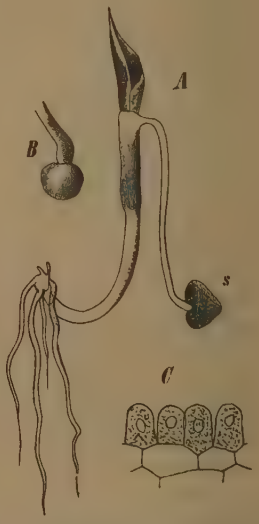


Fig. 96. *A* Keimpflanze von Tradescantia erecta; *s* Same, ca. 4mal vergrößert. *B* freipräpariertes Haustorium, stärker vergrößert. *C* Absorptionszellen des Haustoriums.

z. B. den wachsenden Keimling eines Weizenkorns sorgfältig vom Endosperm loslöst und auf die Rückenfläche des abgespülten Scutellums eine dünne Schicht von Weizenstärkebrei aufträgt, so ist nach 24 Stunden die Mehrzahl der Stärkekörner von der ausgeschiedenen Diastase stark korrodiert. Der gleiche Erfolg, wenn auch weniger rasch, tritt ein, wenn man das keulige Saugorgan des Keimlings von Canna indica zu dem Versuch verwendet. Bei den Gräsern sondert übrigens, wie wir später ausführlicher hören werden, nicht nur das Absorptionsgewebe des Schildchens Diastase aus. — Das Saugorgan des Dattelkeimlings (sowie auch anderer Palmen) sezerniert ein zelluloselösendes Enzym, da hier die stark verdickten Endospermzellwände den stickstofflosen Reservestoff vorstellen.

Im Anschluß an die Keimpflanzen der Phanerogamen sind hier noch die jungen, wachsenden Sporogone der Laub- und Lebermoose zu erwähnen[12]), welche mit ihrem Fußende (sofern ein solches unterscheidbar ist) in das Gewebe der Mutterpflanze, d. i. der Geschlechtsgeneration, sich eindrängen und von dieser letzteren reichlich mit plastischen Baustoffen versehen werden. Der als Haustorium fungierende Fuß des Sporogoniums ist natürlich mit einem Absorptionsgewebe versehen, das bei den Laubmoosen aus zartwandigen, mehr oder minder papillösen Zellen besteht, während es bei einigen Lebermoosen (Anthoceros, Dendroceros, Notothylas) zu kurzen Schläuchen auswächst, die sich in das Gewebe des Mutterpflänzchens einzwängen (Fig. 97). Auch hier begegnen wir also jenen beiden Ausbildungsstufen des Absorptionssystems, die im vorausgegangenen schon oftmals unterschieden wurden.

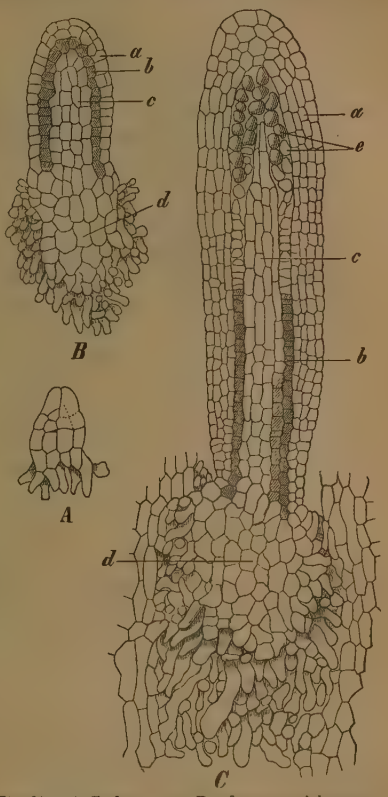


Fig. 97. *A* Embryo von Dendroceros cichoraceus, *B* von Dendroceros crispatus. *C* junges Sporogon von Dendroceros crispatus. *d* Fuß des Sporogons mit schlauchförmigen Absorptionszellen. (Nach Leitgeb.) (Aus Engler-Prantl, Pflanzenfamilien.)

B. Das Absorptionssystem der Saprophyten, Parasiten und Insektivoren.

Indem wir vorläufig von den zahlreichen Übergängen absehen, welche die chlorophyllhaltigen Gewächse mit den in der Überschrift genannten Pflanzengruppen verbinden, möge zunächst der allgemeinen Bedingungen gedacht werden, von denen die Ausbildung des Absorptionssystems der chlorophyllosen und deshalb gänzlich oder vorwiegend auf organische Nahrung angewiesenen Pflanzen beherrscht wird. Es machen sich nämlich in dieser Hinsicht zwei einander entgegenarbeitende Einflüsse geltend: einerseits werden an das Absorptionssystem erhöhte Ansprüche gestellt, da wegen der mangelnden Kohlenstoffassimilation sämtliche Nährstoffe durch das Absorptionssystem aufgenommen werden; andererseits verringern sich aber die Ansprüche bezüglich der Wasseraufnahme um ein bedeutendes, weil eben die zahlreichen transpirierenden Laubblätter fehlen. Welcher dieser beiden Faktoren bei der Ausbildung des Absorptionssystems die Oberhand behält, hängt natürlich von den sonstigen biologischen Eigentümlichkeiten der betreffenden Pflanze ab.

Betrachten wir zunächst die phanerogamen Saprophyten[13]). Jene »Humusbewohner«, die noch mit grünen Laubblättern versehen sind und wenig-

stens einen Teil ihrer stickstofflosen Baustoffe selbst produzieren, benötigen der reichlicheren Wasseraufnahme entsprechend eine große absorbierende Oberfläche. Es werden also Wurzelhaare am Platze sein, wie bei den meisten Orchideen, die einerseits Wasser mit den darin gelösten Nährsalzen aufnehmen und andererseits den Humusteilchen, denen sie angeschmiegt sind, vielleicht auch organische Stoffe entziehen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß solche Wurzelhaare bestimmte Sekrete, Enzyme, ausscheiden, durch welche gewisse Substanzen des »Humus«, z. B. die Stärke der abgestorbenen Pflanzenteile, chemisch verändert und absorbierbar gemacht werden. Die grünen und nicht grünen Orchideen (Neottia nidus avis, Corallorhiza innata, Epipogon Gmelini, Wullschlaegelia) sind aber bei ihrer Ernährung nicht nur auf ihr eigenes Absorptions- und Assimilationssystem angewiesen. Sie enthalten in den Zellen der Wurzelrinde dichte Hyphenknäuel von Pilzen, die aus dem Boden durch die Wurzelhaare oder durch die Durchlaßzellen der Exodermis eingewandert sind. In den inneren Rindenschichten werden die mit Reservestoffen gefüllten Pilzknäuel vom lebenden Plasma der Wirtzellen »ausgesaugt«; die unverdaulichen Reste des Pilzmycels bilden dann gelbliche Klumpen, die in den »Verdauungszellen« suspendiert bleiben. Verhältnismäßig nur wenige Hyphen treten in das umgebende Erdreich aus und bilden hier eine Ergänzung des mit Wurzelhaaren versehenen Absorptionssystems der Wurzeln.

Von Frank ist eine derartig verpilzte Wurzel als endotrophe Mykorrhiza bezeichnet worden. Mit ihrem Studium haben sich Frank, W. Magnus, Shibata, Janse, Gallaud, N. Bernard, Burgeff u. a. eingehend beschäftigt. Sie kommt nach den Untersuchungen der genannten Forscher auch bei anderen grünen und nicht grünen Saprophyten (den Burmanniaceen Burmannia, Apteria und Thismia, den Gentianaceen Voyria und Cotylanthera, den Ericaceen, Pyrolaceen u. a.) vor, wobei die Art und Weise, wie die Wirtpflanze den Pilz ausnützt, im einzelnen sehr verschieden sein kann. Was insbesondere die Ausbildung von absorbierenden Pilzhyphen im Boden betrifft, so können diese, wie bei Monotropa hypopitys, die gänzlich fehlenden Wurzelhaare vollkommen ersetzen.

Derartige Fälle bilden den Übergang zur ektotrophen Mykorrhiza, deren weite Verbreitung zuerst von Frank erkannt wurde. Sie kommt bei der Mehrzahl unserer Holzgewächse, den Cupuliferen, Betulaceen und vielen Coniferen vor. Die langsam wachsenden gedrungenen Seitenwurzeln werden von einem aus innig verflochtenen Hyphen bestehenden Pilzmantel lückenlos überzogen, der mehr oder minder zahlreiche Hyphen zwischen die haarlosen Absorptionszellen der Wurzel hineinsendet, und diese seitlich umspinnt. Auch außen zweigen von diesem Pilzmantel gewöhnlich Hyphen ab, die die Wurzelhaare ersetzen und entweder flockige Bündel bilden, oder hinsichtlich ihrer Gestalt lebhaft an echte Wurzelhaare erinnern.

Die physiologische Bedeutung dieser Pilzmäntel mit ihren Anhangsgebilden kann kaum einem Zweifel unterliegen. Sie absorbieren wie das Absorptionssystem mit seinen Wurzelhaaren, das sie vertreten, das Wasser mit den darin gelösten Nährsalzen. Diese Ansicht ist schon von Frank und Pfeffer geäußert, und von Stahl noch näher begründet worden. Frank hat später den Nutzen der ektotrophen Mykorrhiza darin erblickt, daß durch den Pilz dem Baum auch organische Stickstoffverbindungen aus dem Humus zugeführt werden, doch ist diese Annahme rein hypothetisch.

Schon Frank hat den begünstigenden Einfluß der Wurzelpilze auf Ernährung und Wachstum der betreffenden Holzgewächse auch experimentell nachgewiesen. Junge Buchen wurden in Blumentöpfen mit humushaltigem Waldboden gezogen, wovon ein Teil vorher durch Erhitzen auf 100° C sterilisiert worden war. Die in nicht sterilisiertem Boden wurzelnden Buchen bekamen sehr bald typische Mykorrhizen und entwickelten sich kräftig weiter. Die in sterilisiertem Boden wachsenden Exemplare dagegen bildeten unverpilzte Wurzeln und gingen sämtlich nach und nach zugrunde.

Manche Gefäßkryptogamen (Prothallien von Lycopodiaceen, Psilotaceen, Ophioglosseen) zeigen gleichfalls eine saprophytische Ernährungsweise, wobei wieder Pilze eine Rolle zu spielen scheinen. Die Prothallien von Lycopodium sind in dieser Hinsicht von Bruchmann sehr eingehend untersucht worden. Bei Lycopodium Selago (Fig. 98) wird die Rhizoidinitiale durch eine schräge Wand in zwei Zellen geteilt, von denen die eine zum Rhizoid auswächst, die andere das Fußstück darstellt, und von Bruchmann als »Sohl- und Fersenzelle« bezeichnet wird. Wir wollen sie Pilzdurchlaßzelle nennen, weil der Pilz, der schon in einem sehr frühen Entwickelungsstadium des Prothalliums in dieses eingedrungen ist, durch die Fußzellen der Rhizoiden wieder austritt. Die Außenwand der Durchlaßzelle ist stark verdickt, besonders in der Ecke, die sie mit dem Rhizoid bildet (Fig. 98 *A*). Hier springt an der Außenfläche der Zellwand dicht neben dem Rhizoid ein kleines halbkugeliges Membranpolster vor. Im Innern der Pilzdurchlaßzelle ist stets ein verzweigtes Pilzmycel vorhanden; einige seiner Hyphen durchbrechen die verdickte Außenwand in schräger Richtung und treten durch das innen verschleimte und zu einem offenen Trichter gewordene Membranpolster nach außen (Fig. 98 *B*). Sie legen sich dann dicht an das Rhizoid an und umspinnen es mit ihren Zweigen. Einen ähnlichen Bau der Rhizoiden und ihrer Fußzellen hat Treub schon früher an den Prothallien von Lycopodium Phlegmaria beobachtet. Welche Bedeutung den austretenden Pilzhyphen zukommt, ist ungewiß, doch liegt es nahe anzunehmen, daß sie die Rhizoiden in ihrer Funktion unterstützen oder ergänzen. Jedenfalls liegt hier eine weitgehende histologische Anpassung des Wirtes an den Pilz vor[14]).

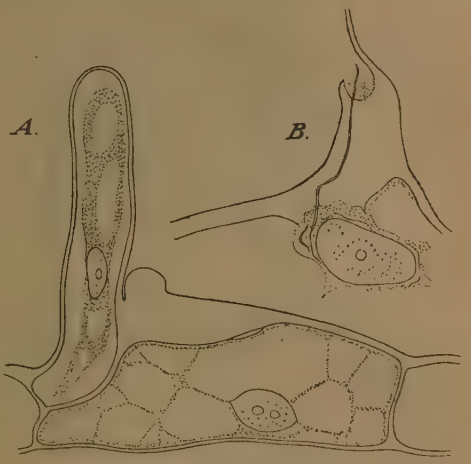


Fig. 98. Pilzdurchlaßzelle und Rhizoid des Prothalliums von Lycopodium Selago; *A* Pilzdurchlaßzelle vor dem Eindringen des Pilzes; *B* die verdickte Außenwand der Pilzdurchlaßzelle wird von einer Pilzhyphe durchbohrt.

Unzweifelhafte Anpassungserscheinungen an den Saprophytismus habe ich an den Rhizoiden verschiedener Laubmoosarten nachweisen können[15]). Die

Gattung Buxbaumia (B. aphylla, indusiata) besitzt zwar ein grünes, assimilierendes Protonema, das knollige Stämmchen aber ist, gleichwie die Blätter, die es umhüllen, vollständig chlorophyllos. Überaus reichlich sind nun dafür die Rhizoiden entwickelt, welche zum Unterschiede von typischen Rhizoiden farblose, dünne Membranen besitzen. Besonders auffallend sind die nicht selten vorkommenden Verschmelzungen einzelner Rhizoidenäste, wobei es gewöhnlich zur Bildung H-förmiger Verbindungen, an einzelnen Stellen sogar zur Netzbildung kommt. So erinnern die Rhizoiden von Buxbaumia lebhaft an ein fädiges Pilzmycel. — Bei Rhynchostegium murale dringen die Rhizoiden sehr häufig in abgestorbene Stengel und Wurzeln ein, wobei sie ihre Gestalt nicht verändern und nur an jenen Stellen, wo sie die Zellmembranen durchbohren, stets mehr oder minder verengert sind. Bei einer anderen Hypnacee, Eurhynchium praelongum, das besonders häufig auf abgefallenem, halbvermodertem Laube vorkommt, durchbohren die Rhizoiden die Außenwände der Epidermiszellen und dringen sodann, die Seitenwände durchbohrend, von Zelle zu Zelle weiter. Sehr auffallend sind nun die lappigen Ausbreitungen, welche sie bilden; mit ihren einzelnen Zweigen und Lappen legen sie sich in die Buchten der Oberhautzellen hinein und füllen diese oft vollständig aus (Fig. 99 *A*). Auch wenn das Rhizoid ins Blattparenchym gedrungen ist, macht sich die Neigung geltend, einzelne Zellen vollständig auszufüllen. Auf diese Weise kommen haustorienartige Bildungen zustande, wie sie an den in Erde wachsenden Rhizoiden der Laubmoose nicht zu beobachten sind. — Bei einer auf feuchtem morschen Tannenholz lebenden Varietät von Webera nutans waren die an den Tracheidenwänden angeschmiegt wachsenden Rhizoidenäste deshalb von besonderem Interesse, weil sie stellenweise, gleich den Hyphen eines Schmarotzerpilzes, dünne Perforationsfortsätze durch die verdickten Wände getrieben hatten (Fig. 99 *B*). Die Fortsätze waren 3—6 mal so eng, als der betreffende Rhizoidenast, und traten namentlich an unregelmäßig blasigen oder lappigen Ausweiterungen der Rhizoiden auf. Nach Durchbohrung der Wand schwillt die Spitze des Fortsatzes schlauchförmig an und wächst nun als neugebildeter Seitenast weiter.

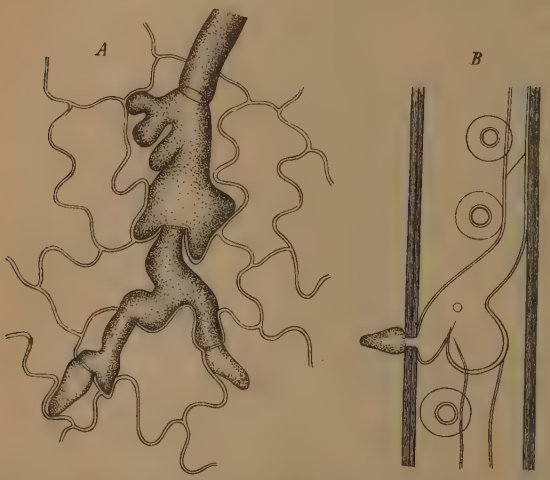


Fig. 99. *A* Rhizoid von Eurhynchium praelongum, welches in der Epidermis eines abgefallenen Buchenblattes sich ausbreitet. *B* Rhizoid von Webera nutans in einer Nadelholztracheide, links ein Perforationsfortsatz.

Die phanerogamen Schmarotzer[16]) entziehen ihrer Wirtpflanze die Nährstoffe auf sehr verschiedene Weise; die Ausbildung ihres Absorptionsgewebes

hängt dabei von dem Grade des Parasitismus ab. Wenn die betreffenden Schmarotzerpflanzen noch im Besitze von assimilierenden Laubblättern sind, so bleibt das Absorptionsgewebe der Saugorgane oder Haustorien auf einer niedrigeren Ausbildungsstufe stehen, d. h. die Oberflächenentfaltung ist noch keine sehr große. Häufig handelt es sich dabei überhaupt nur um den Anschluß des Wasserleitungssystems des Schmarotzers an jenes des Wirtes, wie bei der Mistel und anderen (nicht allen) Loranthaceen. Die im Boden wurzelnden Halbschmarotzer sind überdies häufig mit typischen Wurzelhaaren versehen und bilden so ein Analogon zu den bereits bewurzelten Keimpflanzen, die aber noch von den im Speichergewebe des Samens enthaltenen Baustoffen zehren. Bei den chlorophyllosen Parasiten macht sich das Prinzip der Oberflächenvergrößerung häufig durch pinselförmige Ausstrahlung oder fädige Auszweigungen des Saugorgans geltend. Das absorbierende Gewebe besteht dann aus haar- oder hyphenähnlichen Zellfäden, die die Gewebe des Wirtes durchwuchern (Lathraea squamaria, Cuscuta, Orobanche). Nicht selten tritt dabei eine Arbeitsteilung ein, indem tracheidenähnliche Zellen, die mit dem Wasserleitungssystem des Schmarotzers direkt zusammenhängen, den Anschluß an die wasserleitenden Röhren des Wirtes suchen, während siebröhrenähnliche Elemente sich an die eiweißleitenden Siebröhren des Wirtes anlegen, und die übrigen Fäden im Leitparenchym des Marks und der Rinde die stickstofflosen plastischen Baustoffe absorbieren (Orobanche). — Die weitgehendste Anpassung an die parasitische Lebensweise ist bei den Rafflesiaceen zu beobachten, bei denen an Stelle der einzelnen Vegetationsorgane nur mehr ein pilzmycelähnliches Absorptionsgewebe vorhanden ist.

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen mögen noch einige Beispiele besprochen werden, deren genauere Kenntnis wir namentlich den Untersuchungen von Solms-Laubach, L. Koch, Heinricher u. a. verdanken.

Das zu den Santalaceen gehörige Thesium pratense ist eine krautige Schmarotzerpflanze. An ihren Wurzeln entwickeln sich eigentümliche Körperchen von eiförmiger, bisweilen fast glockenförmiger Gestalt, die Haustorien (Fig. 100 *A*). In ihrer Jugend besitzen diese Organe, wie Schwarz angibt, Wurzelhaare, die das Festhaften des Haustoriums an der Nährwurzel des Wirtes bewirken, bevor es noch in die Wurzel eingedrungen ist. Im Zustande voller Entwickelung »liegt die Haustorialspitze auf der Nährwurzel genau so auf, wie der Sattel auf dem Pferde«. Auf dem Längsschnitte läßt sich ein axiler Körper des Haustoriums unterscheiden, welcher von einem Rindengewebe umgeben wird. Dieser »Haustorialkern« ist von flaschenförmiger Gestalt. »Der eiförmige Bauch der Flasche liegt innerhalb der Haustorialrinde, von dieser ganz umgeben; ihr halsartiger Fortsatz ragt, wie ein Zapfen über die Ansatzfläche hinaus vorspringend, weit in das Gewebe der Nährwurzel hinein«. Dies ist der für unsere Betrachtung allein wichtige Saugfortsatz, der das Absorptionsgewebe trägt. Er besteht der Hauptsache nach aus gestreckten, plasmareichen Parenchymzellen und zwei im Querschnitt halbmondförmigen Gefäßsträngen (Fig. 100 *B*). Die das Absorptionsgewebe bildenden Endzellen sind durch besondere Längsstreckung ausgezeichnet und legen sich mit ihren abgerundeten, bisweilen keulig erweiterten Spitzen teils an das Rindengewebe der Nährwurzel, teils an den Holzkörper an. Man wird so unwillkürlich an das Absorptionsgewebe des

Grasschildchens erinnert. Auch die gefäßähnlichen Elemente des Saugfortsatzes treten am Ende büschelförmig auseinander und setzen sich auf kürzestem Wege mit den Gefäßen der Nährwurzel in Verbindung.

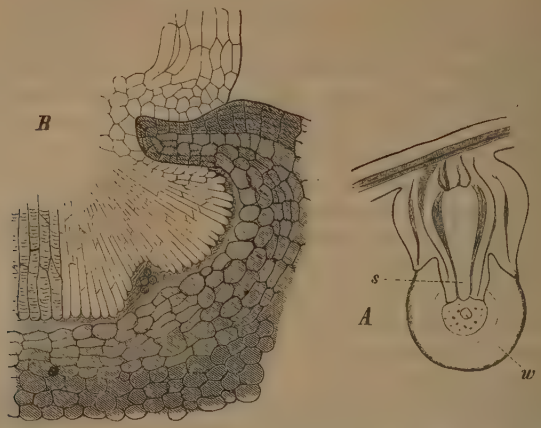


Fig. 100. *A* Längsschnitt durch ein Haustorium von Thesium pratense: *s* Saugfortsatz, *w* Nährwurzel (einer dikotylen Pflanze); schwach vergrößert. *B* Teil eines Saugfortsatzes (im Längsschnitt) der Nährwurzel: die gestreckten Absorptionszellen breiten sich fächerförmig aus. V. 80. Nach Solms-Laubach.

Die vorstehende Schilderung des Haustoriums von Thesium pratense trifft nur zu, wenn die Nährwurzel einer dikotylen Pflanze angehört. Ist aber der Wirt eine monokotyle Pflanze, z. B. eine Grasart, so erleidet der Bau des Haustoriums und speziell des Saugfortsatzes bedeutende Abänderungen, welche die Anpassungsfähigkeit des Haustoriums an verschieden gebaute Nährwurzeln dartun.

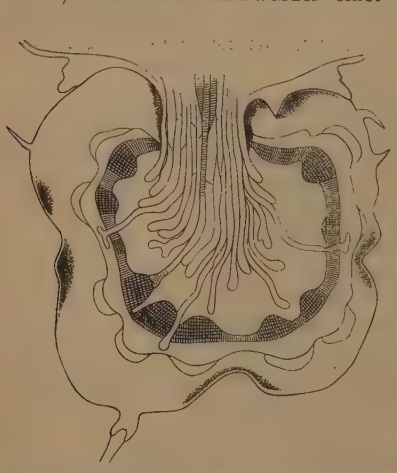


Fig. 101. Haustorium von Cuscuta europaea im Stengel von Urtica dioica; die meisten Haustorialschläuche breiten sich im Mark aus. Einzelne dringen bis zu den Hadromteilen vor, oder nach Durchbrechung des Holzringes bis ins Leptom.

Die Vertreter der Gattung Cuscuta sind windende Pflänzchen, welche mit ihren fadenförmigen Stengeln die oberirdischen Organe der Nährpflanze umschlingen und bei reicher Verzweigung ein unentwirrbares Filzwerk bilden. Assimilierende Blattorgane und Wurzeln fehlen diesen Schmarotzern gänzlich; die an den windenden Stengeln sitzenden Haustorien haben demnach den Gesamtbedarf der Pflanze an Nährstoffen und Wasser zu decken und sind deshalb noch vollkommener gebaut, d. h. mit einer noch größeren absorbierenden Oberfläche versehen, als die Haustorien von Thesium.

Das Cuscutahaustorium stellt eine rundliche oder gelappte Haftscheibe vor, die dem Nährstengel fest aufsitzt und einen nagelförmigen Saugfortsatz in die Rinde des Wirtes treibt. Das Ende des Fortsatzes, sein Absorptionsgewebe, besteht aus langgestreckten, haarförmigen Zellen, die sich pinselförmig ausbreiten und bei Cuscuta epilinum zum Teil zwischen den Zellen der Rinde fortwachsen, zum Teil an den Holzring des Stengels sich anlegen, diesen jedoch nur ausnahmsweise durchbrechen. Bei C. europaea, die besonders auf Nesseln schmarotzt, dringt der Saugfortsatz noch tiefer ein (Fig. 101, 102). Er durchquert den Holzring des Stengels und breitet sein fädiges Absorptionsgewebe besonders im Mark aus. Einzelne Schläuche, die bald den Charakter von

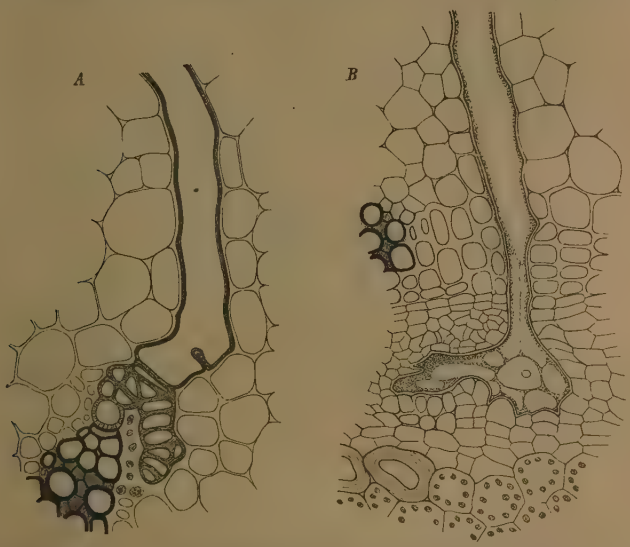


Fig. 102. *A* tracheidenähnlicher Haustorialschlauch von Cuscuta europaea, mit verholzten und bis gegen das geteilte Ende zu glatten Wänden. Das gegabelte Schlauchende besitzt netzfaserige, bzw. leiterförmige Wandverdickungen. Der Schlauch ist vom Mark des Wirtstengels (Urtica dioica) gegen das Hadrom eines Gefäßbündels vorgedrungen. Der eine Gabelast hat sich direkt an ein primordiales Gefäß angelegt; der andere Gabelast wird von den Gefäßen durch eine Lage von Holzparenchymzellen getrennt, deren Wände verquollen sind. *B* Haustorialschlauch von Cuscuta europaea, der vom Mark des Wirtstengels (Urtica dioica) her den Libriformring durchbrochen hat und in das Leptom, bzw. in die sekundäre Rinde eingedrungen ist. Das erweiterte, gezackte und gelappte Schlauchende enthält reichlich Plasma und den Zellkern.

Tracheiden annehmen, dringen bis zu den ersten Gefäßen der primären Hadromteile vor und legen sich dicht an sie an (Fig. 102 *A*). Andere Schläuche zwängen sich zwischen die primären Bündel durch, indem sie den schwachen Ring aus mechanischen Zellen zum zweitenmal sprengen; sie gelangen auf diese Weise ins primäre und sekundäre Leptom, worin sie dann unregelmäßig gelappte Aussackungen bilden (Fig. 102 *B*). Die Mehrzahl der Fäden, die alle mit reichlichem Plasmainhalt und großen Kernen versehen sind, verbleibt im Marke des Stengels, das sie nach allen Richtungen hin durchwuchern. Ähnlich verhalten sich die Haustorien von Cuscuta epithymum.

Zu den merkwürdigsten phanerogamen Parasiten gehören, wie schon oben erwähnt wurde, die Rafflesiaceen. Sieht man von den Blüten ab, die bei

der Gattung Rafflesia bekanntlich eine enorme Größe erreichen, so sucht man bei diesen Pflanzen vergebens nach Stengeln, Blättern und Wurzeln. An Stelle dieser Vegetationsorgane tritt ein aus zahlreichen verzweigten Zellfäden bestehender Thallus auf, der einem Pilzmycel vergleichbar ist. Zuweilen werden auch einschichtige Zellplatten, oder selbst ganze Zellkörper gebildet. Die letzteren vergrößern sich an gewissen Stellen zu sog. Floralpolstern, aus denen später die Blüten hervorsprießen.

Der Thallus von Rafflesia schmarotzt in älteren Stämmen und Wurzeln von Cissusarten. Bei Rafflesia Rochussenii besteht er nach den Untersuchungen von Schaar hauptsächlich aus hyphenartigen Zellfäden, die vor allem die eiweißführenden Leptomteile der sekundären Rinde durchziehen (Fig. 103) und markstrahlartig auch den Verdickungsring und den Holzkörper durchqueren; auch in den sekundären, stärkeführenden Rinden- und Holzmarkstrahlen treten sie auf. Von den radialen Thallusfäden zweigen namentlich in den Leptomstreifen der sekundären Rinde zahlreiche Fäden ab, die längs verlaufen, wobei sie aber

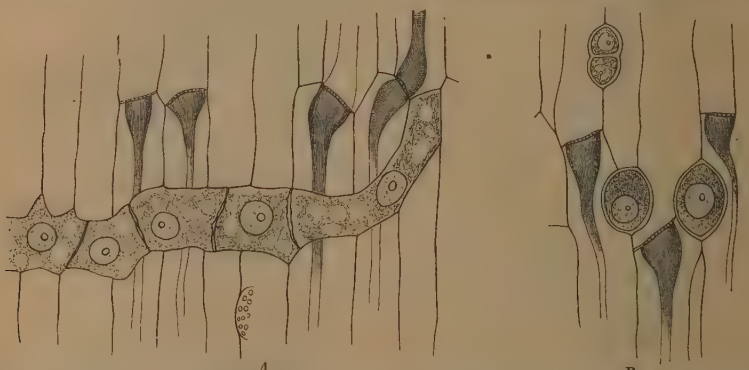


Fig. 103. Thallusfäden von Rafflesia Rochussenii im Leptom der sekundären Rinde einer Cissuswurzel. *A* radialer Längsschnitt durch die Wurzelrinde, *B* tangentialer Längsschnitt. Das Leptom besteht hauptsächlich aus Siebröhren und Geleitzellen.

vielfach geschlängelt oder gewunden sind. Bemerkenswert ist die Beobachtung, daß jene Thallusfäden, die in der sekundären Rinde nach außen wachsen, vor den gänzlich entleerten älteren Siebröhren umkehren, um in der Richtung, aus der sie gekommen, wieder zurückzuwachsen. Man sieht also, daß der Thallus gewissermaßen nicht planlos den Wirt durchwuchert, sondern sich nur in den nährstoffreichsten Geweben ausbreitet.

Da die Thallusfäden aus der Rinde bis in das Holz eindringen und dabei notwendigerweise den Cambiumring durchsetzen, so müssen Einrichtungen getroffen sein, welche verhüten, daß beim sekundären Dickenwachstum der Wurzel die in der Rinde verlaufenden Fäden von jenen des Holzes losgerissen werden. Dies geschieht dadurch, daß die radialen Thallusfäden in der cambialen Zone der Wurzel selbst einen meristematischen Charakter annehmen. Die Thalluszellen sind hier zartwandig und andauernd teilungsfähig; es werden Zellen nach außen und innen abgeschieden, so daß das radiale Wachstum der Fäden mit der Dickenzunahme der Wurzel gleichen Schritt halten kann.

Im Anschluß an das Absorptionssystem der Saprophyten und Schmarotzerpflanzen wäre noch auf die Absorption der von den insektivoren Pflanzen verdauten Körperbestandteile der gefangenen Insekten hinzuweisen[17]). Die Aufnahme dieser Substanzen erfolgt in manchen Fällen wahrscheinlich nur durch die Epidermis, wie bei haarlosen Wurzeln (z. B. bei Sarracenia nach Batalin und Goebel). In anderen Fällen sind es vermutlich die Digestionsdrüsen, die zugleich als Absorptionsorgane fungieren (Drosophyllum, Dionaea, Pinguicula). Endlich gibt es auch Insektivoren, die eigene Absorptionsorgane besitzen, deren Hauptfunktion wenigstens in der Aufnahme der verdauten Substanzen besteht. Hierher gehören nach Goebel die vierarmigen Absorptionshaare an der Innenseite der Blasen von Urticularia vulgaris, die nach erfolgter Fütterung in ihren vier wurzelhaarähnlichen Fortsätzen zahlreiche Fetttropfen enthalten. Der Bau dieser Absorptionshaare geht aus nebenstehender Abbildung (Fig. 104) hervor. Von den vier Armen sind zwei länger, zwei kürzer; diese sind viel stärker auseinandergespreizt, als jene. An ihrer Basis geht jede Armzelle in einen sehr schmalen Fortsatz über, dessen Außenwände relativ stark verdickt sind. So kommt ein kurzer, dünner Stiel zustande, der wahrscheinlich als Gelenk fungiert und eine gewisse Beweglichkeit des ganzen Haares sichert. Es dürfte auf diese Weise eine Beschädigung der Haare durch die Bewegungen der gefangenen Tierchen vermieden werden. Auf den an seiner Basis stark verbreiterten Stiel folgt eine sehr dünnwandige scheibenförmige Zelle (Goebels Zwischenzelle) und dann die eingesenkte Fußzelle des Haares.

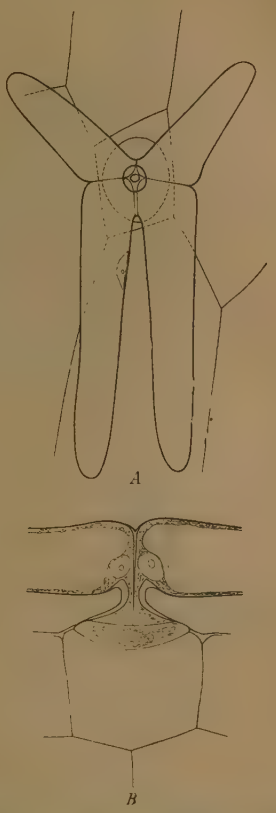


Fig. 104. Absorptionshaar von Urticularia vulgaris. *A* Oberflächenansicht, *B* Längsschnittansicht.

IV. Das Absorptionssystem der Thallophyten.

Die meisten Algen nehmen mit ihrer gesamten Oberfläche Nährstoffe auf, ein besonderes Absorptionssystem ist demnach in der Regel nicht entwickelt. Die so mannigfachen wurzelähnlichen Organe dieser Pflanzen haben so gut wie ausschließlich eine bloß mechanische Bedeutung als Haftorgane. Einzelne Algenarten zeigen eine terrestrische Lebensweise, wie z. B. Botrydium granulatum;

die im Boden wurzelnden, reichverzweigten »Rhizoiden« dieser Pflänzchen fungieren natürlich zugleich als Absorptionsorgane. — Inwieweit bei den höher entwickelten Algen, den Florideen und Phäophyceen, die mannigfachen Haargebilde der Nährstoffaufnahme dienen, wäre noch näher zu untersuchen. Von den Haarbüscheln verschiedener Laminariaceen und Fucaceen, die bei ersteren oberflächlich gelegen, bei letzteren in »Fasergrübchen« eingesenkt sind, nehmen Reinke und Wille[18]) wohl mit Recht an, daß sie gleich den Wurzelhaaren als Absorptionsorgane fungieren. Wille führt zugunsten dieser Ansicht die Leichtigkeit und Schnelligkeit an, mit der verschiedene Farbstoffe in die Haare eindringen und von hier aus in das Leitungsgewebe des Thallus gelangen.

Bei den Pilzen[19]) beeinflußt die Funktion der Stoffaufnahme in auffallend hohem Maße den Bau und die Gestalt des ganzen Vegetationsapparates. Schon in der Einleitung zu diesem Abschnitte wurde hervorgehoben, daß die reichverzweigten Fadenmycelien der Pilze geradezu als das Absorptionsgewebe dieser

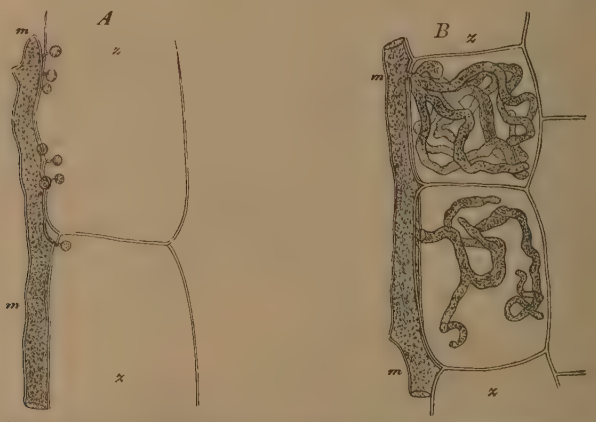


Fig. 105. *A m* Mycelschlauch von Albugo candida im Mark von Lepidium sativum, mit knopfförmigen Haustorien. *B m* Mycelschlauch von Peronospora calotheca im Mark von Asperula odorata, mit reichverzweigten Haustorien; *z—z* Wirtzellen. Nach de Bary.

Pflanzen bezeichnet werden können. Wenn das Mycelium in Form von mehr oder minder dicken Strängen entwickelt ist, wie bei den Phalloideen, vielen Lycoperdaceen, Agaricineen u. a., so fungieren vom Strangkörper abstehende, haarartige Hyphenzweige als Absorptionssystem; sie können direkt mit Wurzelhaaren verglichen werden. Bei den Flechtenpilzen entspringen der dem Substrat zugekehrten Seite des Thallus zahlreiche Rhizoid-Hyphen, die gleichfalls wie Wurzelhaare fungieren. Bei manchen Formen sind sie zu starken Strängen, den sog. Rhizinen, vereinigt.

Von vielen Schmarotzerpilzen, z. B. den Peronosporeen, Uredineen, Erysipheen u. a., werden behufs der Nahrungsaufnahme Haustorien gebildet, die in das Innere der Wirtzellen eindringen. Bei einfacherer Ausgestaltung sind es größere oder kleinere Blasen, die durch einen dünnen, die Zellwand durchsetzenden Stiel mit dem betreffenden Ast des Mycels verbunden sind (verschiedene Erysipheen, Albugo candida, Fig. 105 *A*). Ein vollkommenerer Typus

ist der der reichlich verzweigten oder gelappten Haustorien, die eine weit größere Oberfläche besitzen (Erysiphe graminis, Peronospora parasitica, calotheca, Fig. 105 *B*). Hieran schließen sich die aus ungemein zarten Fadenbüscheln bestehenden Saugorgane von Piptocephalis freseniana und verwandten Formen, die auf größeren Mucorineen schmarotzen.

Anmerkungen.

1) Meyen, Neues System der Pflanzenphysiologie, Bd. II, 1839, S. 9 ff. Fr. Schwarz, Die Wurzelhaare der Pflanzen, ein Beitrag zur Biologie und Physiologie dieser Organe. Habilitationsschrift, Breslau 1883. (Aus dem I. Band der Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen.) — Vgl. ferner: Persecke, Über die Formveränderung der Wurzel in Erde und Wasser, Diss., Leipzig 1877; E. Mer, Recherches expérimentales sur les conditions de développement des poils radicaux, Comptes rendus, t. LXXXVIII, 1879; Westermaier und Ambronn, Über eine biologische Eigenthümlichkeit der Azolla caroliniana, Abh. des bot. Vereins der Prov. Brandenburg, Bd. XXII; van Tieghem, Sur les poils radicaux géminés, Annales des sciences nat., sér. 7, t. VI, 1887; T. Freidenfelt, Der anatomische Bau der Wurzel in seinem Zusammenhange mit dem Wassergehalt des Bodens, Bibliotheca botanica, Heft 61, 1904; R. G. Leavitt, Trichomes of the root in vascular Cryptogams and Angiosperms, Proc. of the Boston Soc. of Nat. Hist., p. 31, 1904; L. Morris Snow, The Development of root Hairs, Bot. Gazette, Bd. XL, 1905.

Von Kny (Über den Ort der Nährstoffaufnahme durch die Wurzel, Berichte der deutsch. bot. Ges., Bd. XVI, 1898) wurde gefunden, daß Nitrate und Methylviolett bei verschiedenen Keimwurzeln (Zea Mais, Vicia faba, Pisum sativum) nicht nur in der Region der Wurzelhaare aufgenommen werden, sondern daß die Absorptionszone auch einige Millimeter scheitelwärts über die jüngsten Wurzelhaare hinausreicht. Es liegt kein Grund vor, deshalb das im Text über die Ausdehnung des Absorptionssystems der Wurzeln Gesagte abzuändern. Die Funktion einer bestimmten Gewebeart setzt ja nicht plötzlich ein, sobald das betreffende Gewebe fertiggestellt ist. Sie beginnt schon zur Zeit der Entwickelung des Gewebes und steigert sich allmählich bis zu seiner vollständigen Ausbildung. Die Versuchsergebnisse von Kny sind nichts anderes, als eine Illustration dieses allgemein gültigen Satzes.

2) G. Haberlandt, Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen, Jena 1887, S. 54 ff. (Experimentelles über die Art des Längenwachsthums der Wurzelhaare.) C. Sokolowa, Über das Wachstum der Wurzelhaare und Rhizoiden, Moskau 1897.

3) J. Sachs, Bot. Ztg., 1860, S. 117; Derselbe, Experimental-Physiologie, 1865, S. 170, 182, 188. — Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. I, S. 132 ff. Fr. Czapek, Zur Lehre von den Wurzelausscheidungen, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXIX, 1896. J. Stocklasa und A. Ernest, Beiträge zur Lösung der Frage der chemischen Natur des Wurzelsekrets, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLVI, 1908.

4) E. Warming, Botanische Notizen, Bot. Ztg., 1883. Briosi, Sopra un organo di alcuni embryoni vegetali, 1882. K. Goebel, Zur Biologie der Malaxideen, Flora, 1904.

5) W. P. Schimper, Recherches anatomiques et morphologiques sur les mousses, 1848, p. 18 ff. Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose, Heft 2, S. 36, Heft 3, S. 37, Heft 6 (die Marchantiaceen), S. 19; Derselbe, Studien über Entwickelung der Farne, Sitzungsber. der Wiener Akademie d. Wiss., Bd. LXXX, 1879. A. Zimmermann, Über die Einwirkung des Lichtes auf den Marchantienthallus, Arb. des bot. Inst. in Würzburg, Bd. II, S. 665. — Vgl. ferner Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., S. 36—39 und S. 528 ff.;

Goebel, Die Muscineen, in Schenk's Handbuch der Botanik, Bd. II, Breslau 1881; G. Haberlandt, Über den Geotropismus der Rhizoiden von Marchantia und Lunularia, Österr. bot. Zeitschrift, 1892; Z. Kamerling, Zur Biologie und Physiologie der Marchantiaceen, Flora, 1897, Ergänzungsband; C. Correns, Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge, Jena 1899; F. Vaupel, Beiträge zur Kenntniss einiger Bryophyten, Flora, Bd. XCII, 1903; H. Paul, Beiträge zur Biologie der Laubmoosrhizoiden, Englers bot. Jahrb., Bd. XXXII, 1903. In letzterer Abhandlung wird auf Grund verschiedener Beobachtungen und Erwägungen für sämtliche Laubmoose die Funktion der Rhizoiden als Haftorgane in den Vordergrund gestellt. Ihre Bedeutung als Absorptionsorgane soll vollständig zurücktreten. Für die rindenbewohnenden und die im Wasser lebenden Laubmoose wird dies ja richtig sein; die auf dem Erdboden vegetierenden Moose dagegen und überhaupt alle Laubmoose, die in ihren Stämmchen einen wasserleitenden Zentralstrang aufweisen, besitzen in ihren Rhizoiden doch zweifellos ein dem Wurzelsystem der höheren Pflanzen vollkommen analoges Organsystem.

Ausnahmsweise sind die Rhizoiden der Farnprothallien und der Lebermoose mehrzellig. Dies gilt nach Brebner (Annals of Botany, v. X, p. 120) für die Prothallien von Danaea, nach Goebel (Archegoniatenstudien, Flora, Bd. XCVI, 1906, S. 103 ff.) für die Lebermoosgattung Gottschea. Bei letzterer sind hauptsächlich die angeschwollenen, gelappten Enden der Rhizoiden mehrzellig. Ob damit für ihre Funktion ein Vorteil verbunden ist, bleibt dahingestellt.

6) Fr. Unger, Versuche über die Funktion der Luftwurzeln der Pflanzen, Sitzungsberichte der Wiener Akademie d. Wiss., Math.-naturw. Cl., Bd. XIII, 1854; Derselbe, Anatomie und Physiologie der Pflanzen, 1855, S. 306 ff. Duchartre, Expériences sur la végétation des plantes épiphytes, Journal de la soc. imp. et centrale d'horticulture, 1856, p. 67. Oudemans, Über den Sitz der Oberhaut bei den Luftwurzeln der Orchideen, Abhandl. der Amsterdamer Akademie d. Wiss., 1861. Chatin, Anatomie des plantes aériennes de l'ordr. des Orchidées, Mém. d. soc. d. scienc. nat. de Cherbourg, 1856, p. 7. Leitgeb, Die Luftwurzeln der Orchideen, Denkschriften der Wiener Akademie d. Wiss., Math.-naturw. Cl., Bd. XXIV, 1864, S. 179 ff.; Derselbe, Zur Kenntniss der Hartwegia comosa Nees., Sitzungsber. der Wiener Akad. der Wiss., Bd. XLIX, 1864; Derselbe, Über kugelförmige Zellverdickungen in der Wurzelhülle einiger Orchideen, ebenda, Bd. XLIX, 1864. A. F. W. Schimper, Die epiphytische Vegetation Amerika's, Jena 1888, S. 46 ff. K. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, I. Theil, Marburg 1889, S. 188 ff. E. P. Meinecke, Beiträge zur Anatomie der Luftwurzeln der Orchideen, Flora, Bd. LXXVIII, 1894, S. 133 ff. A. Nabokich, Über die Funktionen der Luftwurzeln, Bot. Centralbl., Bd. LXXX, 1899.

Betreffs der Exodermis vgl. auch Fr. v. Höhnel, Über den Kork und verkorkte Gewebe überhaupt, Sitzungsber. der Wiener Akademie d. Wiss., Bd. LXXVI, I. Abth., 1877; K. Kroemer, Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel, Bibliotheca botanica, Heft 59, 1903.

7) H. v. Mohl, Über die porösen Zellen von Sphagnum, Vermischte Schriften, S. 294 ff. Fr. Oltmanns, Über die Wasserbewegung in der Moospflanze, Inauguraldissertation, 1884. E. Russow, Zur Anatomie resp. physiol. und vergl. Anatomie der Torfmoose, Schriften der Naturforscher-Gesellschaft zu Dorpat, Bd. III, 1887. W. Lorch, Beiträge zur Anatomie und Biologie der Laubmoose, Flora, 1894, S. 424 ff.

8) Ausführliche Sammelreferate über die Untersuchungen betreffs der Wasseraufnahme der Pflanzen durch die Blätter sind von Osterwald (Wissensch. Beilage zum Programm des städt. Gymnasiums in Berlin, Ostern 1866) und Burgerstein (XXVII. Jahresbericht des Leopoldstädter Communalgymnasiums in Wien, 1891) veröffentlicht worden. Hier mögen bloß einige neuere Arbeiten zitiert werden: A. N. Lunström, Pflanzenbiologische Studien: I. Die Anpassungen der Pflanzen an Regen und Thau, Upsala 1884. N. Wille, Kritische Studien über die Anpassungen der Pflanzen an Regen und Thau, Beiträge zur Biologie der Pflanzen, herausgeg. von F. Cohn, Bd. IV, Breslau 1887. J. Wiesner, Studien über das Welken von Blüthen und Laubsprossen, Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wiss., Bd. LXXXVI, I. Abth., 1883. A. F. W. Schimper, Über Bau und Lebensweise der Epiphyten Westindiens, Bot. Centralbl., Bd. XVII, 1884; Derselbe, Die epiphytische Vegetation Amerika's, Jena 1888, S. 66 ff. G. Volkens, Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste, auf Grundlage anatomisch-physiologischer Forschungen dargestellt, Berlin 1887, S. 31 ff. Emily Gregory.

Comparative anatomy of the filz-like haircovering of leav-organs, Zürich 1886. C. Mez, Physiologische Bromeliaceen-Studien, I. Die Wasserökonomie der extrem-atmosphärischen Tillandsien, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XL, 1904. C. Steinbrinck, Einführende Versuche zur Cohäsionsmechanik von Pflanzenzellen nebst Bemerkungen über den Saugmechanismus der wasserabsorbierenden Haare von Bromeliaceen, Flora, Bd. XCIV, 1905.

9) Nach der Ansicht von Mez sollen die dicken Außenwände des Schildes der Schuppenhaare auch bei der Wasseraufnahme eine wichtige Rolle spielen. Indem sie quellen, wölben sie sich konvex empor, die früher fast ganz verschwundenen Zellumina des Schildes werden nunmehr zu luftleeren Räumen, die eine starke Saugwirkung ausüben. So wirkt das quellende Haar als Saugpumpe. Gegen diese Vorstellung sind von Steinbrinck Bedenken erhoben worden, der in dem Schilde der Schuppenhaare wohl mit Recht einen Kohäsionsmechanismus erblickt. (Vgl. im XI. Abschnitt das Kapitel über die Kohäsionsmechanismen.)

10) M. Treub, Notes sur l'embryogénie des quelques Orchidées, Natuurkund. Verhandl. d. koninkl. Acad. Amsterdam, t. XIX, 1879; Derselbe, Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule, Annales du Jardin bot. de Buitenzorg, Vol. III, p. 79 ff. E. Warming, Tropische Fragmente, II., Englers bot. Jahrb., Bd. IV, 1883, S. 517 ff. G. Haberlandt, Über die Ernährung der Keimlinge und die Bedeutung des Endosperms bei viviparen Mangrovepflanzen, Annales du Jardin bot. de Buitenzorg, Vol. XII, 1893, p. 91 ff. S. H. Koorders. Morphologische und physiologische Embryologie von Tectona grandis L., Englers bot. Jahrb., Bd. XXI, Heft 4. G. Balicka-Iwanowska, Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certains Gamopetales, Flora, 1899. M. Goldflus, Sur la structure et les fonctions de l'assise épithéliale et des antipodes chez les Composées, Journal de bot., t. XII, XIII, 1898, 1899. F. E. Lloyd, The comparative embryology of the Rubiacee, Mem. of the Torrey bot. Club, Vol. VIII, 1899—1902. Fr. Billings, Beiträge zur Kenntnis der Samenentwickelung, Flora, 1901. B. Longo, Osservazioni e ricerche sulla nutrizione dell'embrione vegetale, Annali di Botanica, Vol. II, Fasc. 3.

11) J. Sachs, Zur Keimungsgeschichte der Gräser, Bot. Ztg., 1862; Derselbe, Zur Keimungsgeschiche der Dattel, ebenda, 1862. G. Haberlandt, Die Schutzeinrichtungen in der Entwickelung der Keimpflanze, Wien 1877, S. 39 ff. u. 87 ff.; Derselbe, Die Kleberschicht des Grasendosperms usw., Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., 1890. G. Klebs, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung, Arbeiten des bot. Instituts in Tübingen. I, 1885, S. 561 ff. Ebeling, Die Saugorgane bei der Keimung endospermhaltiger Samen, Flora, 1885. Brown and Morris, Researches on the Germination of some of the Gramineae, Journal of the Chemical Society, vol. LVII, 1890, p. 458 ff. A. Tschirch, Physiologische Studien über die Samen, insbesondere die Saugorgane derselben, Annales du Jardin bot. de Buitenzorg, Vol. IX, 1891, p. 143 ff. J. Grüss, Über die Sekretion des Schildchens, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXX, 1897. H. Zurawska, Über die Keimung der Palmen, Bulletin de l'Academie des sciences de Cracovie, 1912. M. Matlakówna, Über Gramineenfrüchte mit weichem Fettendosperm, ebenda, 1912.

12) H. Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose, Heft 5, Taf. I, Fig. 2 u. 3, Taf. III, Fig. 9, 10 u. 11, Taf. IV, Fig. 4c, 10a, 10b u. 11.

13. Fr. Kamienski, Die Vegetationsorgane der Monotropa hypopitys, Bot. Ztg., 1881, S. 457 ff. A. B. Frank, Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., 1885; Derselbe, Über neue Mykorrhizaformen ebenda, 1887; Derselbe, Über die physiologische Bedeutung der Mykorrhiza, ebenda, 1888. Derselbe, Über die auf Verdauung von Pilzen abzielende Symbiose der mit endotrophen Mykorrhizen begabten Pflanzen usw., Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. Bd. IX, 1891. Schlicht, Beitrag zur Kenntniss der Verbreitung und der Bedeutung der Mykorrhizen, Landw. Jahrb. 1889. Fr. Johow, Die chlorophyllfreien Humusbewohner Westindiens, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XVI, S. 415 ff. Janse, Les endophytes radicaux de quelques plantes javanaises etc., Annales du Jardin bot. de Buitenzorg, Vol. XIV, 1896. Percy Groom, On Thismia aseroë and its Mycorrhiza, Annals of Botany, Vol. IX, 1895. E. Stahl, Der Sinn der Mycorrhizenbildung, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXIV, 1900. In dieser an Beobachtungstatsachen sehr reichen Abhandlung sucht Stahl den Satz zu begründen, daß die Mykorrhizenpflanzen die zu ihrem Aufbau notwendigen mineralischen Substanzen entweder ganz oder doch in mehr oder weniger erheblichen Mengen in Gestalt von organischen Verbindungen von den Pilzen beziehen. Pflanzen mit geringer Transpiration sind also nach Stahl auf die

Symbiose mit den Mykorrhizenpilzen angewiesen, während stärker transpirierende Pflanzen die notwendige Menge von Nährsalzen durch den Transpirationsstrom zugeführt erhalten. Nobbe und Hiltner, Die endotrophe Mykorrhiza von Podocarpus und ihre physiol. Bedeutung, Landwirtsch. Versuchsstationen, Bd. LI, 1899; W. Magnus, Studien an der endotrophen Mykorrhiza von Neottia Nidus avis, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXV, 1900; K. Shibata, Cytologische Studien über die endotrophen Mykorrhizen, ebenda, Bd. XXXVII, 1902. Sarauw, Sur les mycorrhizes des arbres forestiers etc., Rev. mycol. 1903. J. Gallaud, Études sur les mycorrhizes endotrophes, Rev. gén. de Bot. XVII, 1905. L. Mangin, Introduction à l'étude des mycorrhizes des arbres forestiers, Nouv. Arch. du Muséum d'Hist. Nat., 5. Sér. N. Bernard, La germination des Orchidées, C. R. Acad. Sc., 137. Bd., 1903; Derselbe, Recherches expérimentales sur les Orchidées, Rev. gén. de Bot., 1904; Derselbe, Le Champignon endophyte des Orchidées, C. R. Acad. Sc., 138. Bd., 1904; Derselbe, Les champignons des orchidées, leur rôle et leur utilisation, Orchis I, 1906. Ch. Ternetz, Über die Assimilation des atmosphärischen Stickstoffs durch Pilze, Jahrb. f. wiss. Bot., 44. Bd., 1907. H. Burgeff, Die Wurzelpilze der Orchideen, ihre Kultur und ihr Leben in der Pflanze, Jena 1909; Derselbe, Die Anzucht tropischer Orchideen aus Samen, Jena 1911; Derselbe, Pflanzen und Erdenpilze (Mycorrhizen), Handwörterbuch der Naturwissenschaften, 9. Bd., S. 946 ff., Jena 1913.

14) H. Bruchmann, Die Keimung der Sporen und die Entwickelung der Prothallien von Lycopodium clavatum L., L. annotium L. und L. Selago L., Flora, I, 101. Bd., 1910. G. Haberlandt, Die Pilzdurchlaßzellen der Rhizoiden der Prothallien von Lycopodium Selago, Beiträge zur allgem. Bot., I. Bd., 1917.

15) G. Haberlandt, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose, VI. Über saprophytische Laubmoose, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XVII.

16) H. Graf zu Solms-Laubach, Über den Bau und die Entwickelung der Ernährungsorgane parasitischer Phanerogamen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. VI, 1868, S. 509 ff.; Derselbe, Über den Thallus von Pilostyles Hausknechtii, Bot. Zeitung, 1876. Ludwig Koch, Die Klee- und Flachsseide, Heidelberg 1880; Derselbe, Die Entwickelungsgeschichte der Orobanchen, mit besonderer Berücksichtigung ihrer Beziehungen zu den Culturpflanzen, Heidelberg 1887; Derselbe, Zur Entwickelungsgeschichte der Rhinanthaceen, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XX, 1888, und Bd. XXII, 1891. M. Leclerc du Sablon, Recherches sur les organes d'absorption des plantes parasites, Annales des sciences nat., sér. 7, t. VI, 1887. E. Heinricher, Anatomischer Bau und Leistung der Saugorgane der Schuppenwurz-Arten, Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. VII, Heft 2. A. Sperlich, Beiträge zur Kenntniss der Inhaltsstoffe in den Saugorganen der grünen Rhinanthaceen, Beihefte z. bot. Centralbl., Bd. XI, 1902. S. Schaar, Über den Bau des Thallus von Rafflesia Rochussenii Teysm. Binn., Sitzungsberichte der Wiener Akademie d. Wiss., Bd. CVII, 1898. E. Heinricher, Beiträge zur Kenntnis der Gattung Balanophora, Sitzungsber. der Akad. d. Wiss. zu Wien, Bd. XCVI, 1907. Derselbe, Ph. van Tieghems Anschauungen über den Bau der Balanophoraknolle, ebenda, Bd. CXVII, 1908; M. Strigl, Der Thallus von Balanophora, anatomisch-physiologisch geschildert, ebenda, Bd. CXVIII, 1908.

17) Ch. Darwin, Insectivorous plants, London 1875, übersetzt von Carus, Stuttgart 1876. Batalin, Über die Funktion der Epidermis in den Schläuchen von Sarracenia und Darlingtonia, Acta horti bot. Petropolitani, T. VII. K. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, II. Teil, Insektivoren, Marburg 1901—1903.

18) J. Reinke, Beiträge zur Kenntniss der Tange, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. X, 1876. N. Wille, Beiträge zur physiol. Anatomie der Laminariaceen, Christiania 1897.

19) Vgl. A. de Bary, Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Leipzig 1884, S. 18 ff. H. v. Guttenberg, Beiträge zur physiol. Anatomie der Pilzgallen, Leipzig 1905.

Sechster Abschnitt.

Das Assimilationssystem.

I. Allgemeines.

In der Pflanzenphysiologie wird der Ausdruck »Assimilation« in einem weiteren und einem engeren Sinn angewendet. Man kann unter der Assimilation, so wie in der Tierphysiologie, alle Stoffmetamorphosen verstehen, wodurch vom Organismus aufgenommene Nahrungsstoffe in Körperbestandteile verwandelt werden, mögen jene Stoffe organischer oder anorganischer Natur sein. In diesem Sinne sprechen Schleiden, Pfeffer, Wiesner u. a. von der Assimilationstätigkeit. Man kann aber auch mit Sachs diese Bezeichnung auf den fundamentalsten und merkwürdigsten aller Assimilationsvorgänge beschränken, nämlich auf die Produktion organischer Substanz aus Kohlensäure und Wasser unter Abscheidung von Sauerstoff. Während im weiteren Sinne des Wortes alle Pflanzen assimilieren, mögen sie Chlorophyll führen oder nicht, ist die Assimilation im engeren Sinne mit wenigen Ausnahmen eine Eigentümlichkeit der grünen, chlorophyllhaltigen Gewächse.

Wenn wir uns an die erste, allgemeinere Definition des Begriffes halten, so kann von einem bestimmten Assimilationssystem nicht gesprochen werden. Selbst wenn man von der Assimilation jener Nahrungsstoffe absieht, die nach der Verbrennung des Organismus als Aschenbestandteile zurückbleiben, und ausschließlich jene Nährstoffe im Auge behält, die zur Synthese der Kohlehydrate und Eiweißsubstanzen notwendig sind, so ist der Begriff des Assimilationssystems deshalb noch nicht bestimmter geworden. Nachdem durch das Experiment gezeigt wurde, daß zur Bildung von Eiweißsubstanzen das Chlorophyll entbehrlich ist, kann a priori keiner lebenden Zelle des Pflanzenkörpers, möge sie was immer für einem Gewebesystem angehören, die Fähigkeit zur Eiweißsynthese abgesprochen werden. Eine andere Frage ist es freilich, ob sich tatsächlich alle lebenden Zellen der Pflanze an der Bildung jener Stickstoffverbindungen gleichmäßig beteiligen, oder ob auch in bezug auf diese wichtige Funktion das Prinzip der Arbeitsteilung durchgreift, und eine bestimmte Gewebeart in erster Linie als eiweißbildendes oder, allgemeiner gesagt, als stickstoffassimilierendes Gewebe tätig ist. Nun hat zwar Treub[1]) den in ernährungsphysiologischer Hinsicht sehr wichtigen Nachweis erbracht, daß bei Pangium edule als erstes nachweisbares Produkt der Stickstoffassimilation Cyanwasserstoffsäure (Blausäure)

auftritt, und daß als besondere Bildungsstätten der Blausäure sehr wahrscheinlich bestimmte Oberhautelemente der Blätter, ferner eigene »Spezialzellen« in Rinde und Mark der Sprosse fungieren. In letzteren findet auch Eiweißbildung statt. Allein erst künftige Untersuchungen müssen lehren, ob die Eiweißsynthese, die wahrscheinlich den Weg über verschiedene Aminosäuren einschlägt, ganz allgemein mit der Bildung von Blausäure beginnt und ob sich diese Synthese auch bei anderen Pflanzen in besonderen Zellen oder Geweben vollzieht. Letzteres ist wenig wahrscheinlich, und so bleibt uns bis auf weiteres nichts anderes übrig, als lediglich die Produktion der Kohlehydrate, d. i. die Assimilation in dem oben angegebenen engeren Sinne des Wortes ins Auge zu fassen und das hierfür bestimmte Gewebe eingehend zu studieren. Nachdem die größere oder geringere Assimilationstätigkeit einer Zelle unter sonst gleichen Umständen in erster Linie von der Größe ihres Chlorophyllgehaltes abhängt, so ist für die Abgrenzung des Assimilationssystems im engeren Sinn ein bestimmter Anhaltspunkt gewonnen, der zwar nicht ausreichend ist, allein die Untersuchung doch sehr erleichtert.

Nicht jede chlorophyllführende Zelle ist schon dem Assimilationssystem beizuzählen, ebensowenig wie jede derbwandige Zelle ohne weiteres als mechanisches Element zu betrachten ist. Nur jene grüne Zelle, deren Hauptfunktion in der Assimilationstätigkeit besteht, ist eine Assimilationszelle im eigentlichen Sinne des Wortes. Auf dieser Definition ist um so entschiedener zu beharren, als die Kohlenstoffassimilation ihrer physiologischen Wichtigkeit halber eine der verbreitetsten Nebenfunktionen anderer Gewebesysteme ist. Die äußeren und inneren Bedingungen der Chlorophyllbildung sind bald gegeben, und so können im Pflanzenkörper an den verschiedensten Orten, in Haaren, Epidermiszellen, Bast- und Kollenchymzellen, Parenchymscheiden usw. Chlorophyllkörner auftreten, die eine für unsere Betrachtung nebensächliche, für den Haushalt der Pflanze aber nicht ganz belanglose Verstärkung ihres gesamten Chlorophyllapparates bedeuten.

Um also eine bestimmte Zelle als Assimilationszelle zu charakterisieren, genügt es nicht, auf ihren größeren oder geringeren Chlorophyllgehalt hinzuweisen. Die Zelle muß noch andere Bedingungen erfüllen, welche auf ihren anatomischen Bau und ihre Anordnung Bezug nehmen und dadurch die Herrschaft gewisser oberster Bauprinzipien erkennen lassen, nach denen die Pflanze ihr Assimilationssystem aufbaut.

II. Die assimilierenden Zellen.

A. Die Zellformen und Zellwände.

Die Zellformen des Assimilationssystems sind ziemlich mannigfaltig. In den einfachsten Fällen besitzen die Assimilationszellen eine isodiametrische, zur Abrundung neigende Gestalt. Weitaus häufiger dagegen sind sie nach einer bestimmten Richtung gestreckt und nehmen dann schlauchartige, zylindrische Formen an; in welcher Weise diese Streckung der Zellen mit ihrer Funktion zusammenhängt, soll später gezeigt werden. Ihre Orientierung zur Oberfläche des

assimilierenden Organs kann eine verschiedene sein. Zuweilen sind sie parallel zur Blattoberfläche gelagert und in bezug auf das ganze Organ entweder längsgestreckt (Elodea canadensis, Galanthus nivalis, Leucojum vernum) oder quergestreckt (Iris germanica, Tritonia- und Gladiolusarten, Erythronium dens canis). Weitaus häufiger nehmen sie aber eine zur Oberfläche des Organs rechtwinkelige, bisweilen auch schräge Stellung ein und werden in diesem Falle schon seit langem als Palisadenzellen bezeichnet. Das Verhältnis ihrer Länge (oder Höhe) zur Breite ist sehr verschieden. Es gibt kurze Palisadenzellen, die kaum höher als breit sind, und andererseits auch sehr schlanke Formen, deren Höhe 10—12 mal die Breite übertrifft. Hieran schließen sich die stumpfkegelförmigen Trichterzellen, welche mit ihrem weiteren Ende fast immer der Epidermis aufsitzen, während das schlankere Ende mit den Zellen des Schwammparenchyms in Verbindung tritt. Als eine merkwürdige und für die Erklärung der Palisadenzellform wichtige Abweichung von der typischen Ausbildung sind die Armpalisadenzellen zu erwähnen, bei denen die einzelnen Palisaden nicht ganze Zellen, sondern bloß Zellarme vorstellen. Hier muß nur noch betont werden, daß die Palisadenzellen bloß einen durch ihre Anordnung charakterisierten Spezialfall in der Gruppe der schlauchförmig gestreckten Assimilationszellen bilden, ein Umstand, der bei allen Versuchen, die Gestalt und Orientierung der Palisadenzellen physiologisch zu erklären, wohl zu beachten ist.

Die Armpalisadenzellen vermitteln den Übergang zu den tafelförmig-polyedrischen Assimilationszellen verschiedener Coniferen (Pinus, Cedrus) und Gramineen, die mit mehr oder weniger tief in das Zellumen vorspringenden Membranfalten versehen sind.

Schließlich wäre in dieser Aufzählung der Zellformen des Assimilationssystems auch noch der Elemente des Schwammparenchyms zu gedenken, die von vielarmiger, oft sternförmiger Gestalt sind, und deren Assimilationstätigkeit gewöhnlich zu einer bloßen Nebenfunktion herabsinkt.

Die Wandungen der Assimilationszellen sind meistens dünn und zart, hier und da mit einfachen Tüpfeln versehen, wie z. B. im rundzelligen Chlorophyllparenchym sukkulenter Pflanzen, im Mesophyll der Cycadeenfiedern und im grünen Parenchym der Ruscus-Cladodien. — Partielle Wandverdickungen sind im Assimilationssystem selten. Am bekanntesten sind wohl die längsfaserförmigen Verdickungen der Palisadenzellwände in den Cycasblättern, die möglicherweise den Zweck haben, die Säulenfestigkeit der zartwandigen Palisaden zu erhöhen und das ganze Gewebe gegen radialen Druck zu schützen.

B. Die Chloroplasten.

1. Gestalt und Bau der Chloroplasten[2]). Bei den Algen, besonders den Chlorophyceen, ist die Gestalt der Chlorophyllkörper noch eine sehr variable. Im einfachsten Falle besitzt jede Zelle einen einzigen, großen Chloroplasten von scheiben-, mulden- oder plattenförmiger Gestalt, welcher entweder der Zellwand anliegt (Palmellaceen, Ulva, Enteromorpha, Coleochaete) oder in der Mitte des Zellumens ausgespannt ist (Mougeotia). Bei höherer Differenzierung ist dieser einzige scheibenförmige Chloroplast mit lappigem, unregelmäßig gezacktem Rande versehen, nicht selten auch gitterförmig durchbrochen (Oedo-

gonium, Cladophora arcta). Bisweilen erscheinen die Chlorophyllkörper in Gestalt von Bändern, die gerade, gebogen oder geschlängelt sein können, oder, wie die schraubenförmigen Chlorophyllbänder der Spirogyraarten, mit nach innen vorspringenden Leisten versehen sind. Bei Zygnema cruciatum endlich besitzen die Chlorophyllkörper eine sternförmige Gestalt; in jeder Zelle sind zwei solcher Sterne ausgespannt und durch eine farblose, den Zellkern enthaltende Plasmabrücke miteinander verbunden.

Diesen so mannigfaltigen Formen gegenüber besitzen die Chlorophyllkörper in den weitaus häufigsten Fällen, bei der Mehrzahl der Algen und fast allen Moosen, Pteridophyten und Phanerogamen eine rundliche, linsenförmige, oder bei dichter Lagerung polygonale Gestalt und werden dann als Chlorophyllkörner bezeichnet (Fig. 107). In den eigentlichen Assimilationszellen treten sie stets in größerer Anzahl auf und bilden einen die Zellwände mehr oder minder vollständig auskleidenden Chlorophyllbelag.

Bei den höher entwickelten Pflanzen, von den Moosen aufwärts, kommen nur wenige Ausnahmen von der Zerteilung des Chlorophyllaparates der assimilierenden Zellen in zahlreiche Chlorophyllkörner vor. Eine dieser Ausnahmen wird von der Lebermoosgattung Anthoceros gebildet, die in jeder assimilierenden Thalluszelle einen einzigen muldenförmigen Chloroplasten aufweist. Im Sporogon von Anthoceros läßt sich jedoch, wie Schimper bemerkt hat, die erste Andeutung der Zersplitterung des bisher vereinzelten Chromatophors beobachten; die meisten Zellen enthalten nämlich zwei, diejenigen der Epidermis sogar mehrere Chloroplasten. Die zweite bisher bekannte Ausnahme wird von der Gattung Selaginella repräsentiert. Wie ich beobachtet habe, enthalten die trichterförmigen Assimilationszellen von Selaginella Martensii und grandis nur je einen einzigen, großen muldenförmigen Chlorophyllkörper, der in der unteren Hälfte der Zelle die Wandungen ringsum vollständig auskleidet (Fig. 106 *A*). Bei Selaginella Kraussiana treten in jeder Assimilationszelle 1—2 Chloroplasten auf, bei S. caesia sind durchgehends 2 vorhanden, welche nach ihrer Lagerungsweise den beiden Hälften eines einzigen muldenförmigen Chloroplasten entsprechen (Fig. 106 *B*). Bemerkenswert ist, daß in den basalen Teilen der Laubblätter die Chlorophyllkörper mehr oder minder tief eingeschnürt und häufig sogar in mehrere Chloroplasten zerfallen sind. Auch hier macht sich also wie bei Anthoceros die Neigung zu einer Zersplitterung des ursprünglich einzigen Chlorophyllkörpers geltend.

Fig. 106. *A* Assimilationszelle von Selaginella Martensii mit einem einzigen muldenförmigen Chloroplasten. *B* Assimilationszellen von S. caesia mit je zwei Chloroplasten.

Wenn man die verschiedenen Formen der Chlorophyllkörper überblickt, so gewinnt man den Eindruck, als hätte die Natur bei den niedersten chlorophyllhaltigen Pflanzen zunächst verschiedene Formen von Chloroplasten gebildet, um sie in Hinsicht auf ihre Funktionstüchtigkeit auszuproben und dann bei der Weiterentwickelung der Pflanzenformen ausschließlich von dem zweckentsprechendsten

Modell Gebrauch zu machen. In der Tat läßt sich leicht zeigen, daß die Ausbildung des Chlorophyllapparates einer Zelle in Form von zahlreichen Chlorophyllkörnern am vorteilhaftesten ist. Da der funktionierende Chloroplast zunächst die in das Zellinnere diffundierende Kohlensäure zu absorbieren hat, so wird unter sonst gleichen Umständen die Absorption dieses Nährmaterials um so rascher und vollständiger erfolgen, je größer die absorbierende Oberfläche ist. Die größtmögliche Oberfläche wird aber durch Zerteilung des Chlorophyllapparates in zahlreiche kleine Körner erzielt. — Mit dieser Ausbildung der Chlorophyllkörper sind aber noch andere Vorteile verbunden: eine größere Beweglichkeit des ganzen Apparates, die, wie wir später hören werden, im Dienste der Assimilationstätigkeit steht, ein erleichtertes Auswandern der Assimilationsprodukte und eine vollständigere Durchleuchtung, die bei schwachen Lichtintensitäten wohl ins Gewicht fallen dürfte.

Bei verschiedenen Pflanzen besitzen die Chloroplasten die Fähigkeit, ihre Gestalt infolge äußerer Einflüsse, besonders von Lichtreizen, zu verändern. Nach den Beobachtungen Michelis, Moores, Senns u. a. findet bei Algen, Moosen und in den Palisadenzellen der Phanerogamen in zu intensivem Sonnenlichte, sowie bei länger andauernder Verdunkelung eine Kontraktion der Chlorophyllkörner statt; sie runden sich ab und nehmen eine kuglige oder halbkugelförmige Form an.

Was den Bau der Chloroplasten anlangt, so nimmt man seit den Untersuchungen Pringsheims, A. Meyers und Schimpers u. a. allgemein an, daß bei den höher entwickelten Pflanzen der Chloroplast aus einer farblosen, protoplasmatischen Grundsubstanz besteht, welche verschiedene Farbstoffe in kolloidalem Zustande enthält. Häufig scheint die Mischung des Plasmas mit den Farbstoffen eine so gleichmäßige zu sein, daß der lebende Chloroplast selbst bei stärkster Vergrößerung ganz homogen erscheint. Dies gilt besonders von den Chloroplasten der Algen. Nicht minder häufig aber hat es den Anschein, als seien dem farblosen Stroma zahlreiche grüne, zähflüssige Tröpfchen oder Körnchen eingelagert, die Grana, wie dies besonders deutlich bei Orchideen und Farnprothallien zu beobachten ist. — Bei Wasserzutritt läßt sich an manchen Chloroplasten eine eigentümliche krummradiale Streifung wahrnehmen, welche zuerst von Rosanoff bei Bryopsis, von Schimper bei Anthoceros und verschiedenen anderen Pflanzen, von mir besonders deutlich bei Selaginella Martensii beobachtet wurde. Was für innere Strukturverhältnisse dieser Streifung aufquellender Chloroplasten zugrunde liegen, bleibt noch näher zu untersuchen.

Die Frage, ob die Chloroplasten eine Membran besitzen, ist seit den Untersuchungen Mohls und Nägelis noch immer nicht definitiv beantwortet. Die Mehrzahl der Forscher nimmt allerdings mit Mohl an, daß eine mikroskopisch nachweisbare Plasmahaut im allgemeinen nicht vorhanden ist. In neuerer Zeit wird dagegen von Senn die Ansicht vertreten, daß die Chloroplasten eine farblose Hülle, das Peristromium, aufweisen, welches sogar pseudopodienartige Fortsätze auszusenden vermag. Bei Selaginella Martensii besitzen, wie ich gefunden habe, die muldenförmigen Chloroplasten der Assimilationszellen (vgl. Fig. 106) auf ihrer Konkavseite, und nur auf dieser, eine ziemlich stark lichtbrechende, relativ derbe Plasmahaut von 0,3—0,4 μ Dicke, die eine feine

Körnchenstruktur zeigt und möglicherweise das Lichtperzeptionsorgan des Chloroplasten darstellt.

Die in den Chloroplasten enthaltenen Farbstoffe[3]) sind in Alkohol löslich. Die alkoholische Rohchlorophyllösung enthält grüne und gelbe Farbstoffe, die wie G. Kraus gezeigt hat, durch Schütteln der Lösung mit Benzin voneinander getrennt werden können: das sattgrüne Benzin überlagert dann den gelbgefärbten Alkohol. Nach den Untersuchungen Willstätters sind in der Rohchlorophyllösung zwei einander nahe verwandte Chlorophyllfarbstoffe und zwei gelbe Pigmente enthalten: Das Chlorophyll a von der Zusammensetzung $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$, das in Lösung von grünblauer Farbe ist, und das Chlorophyll b von der Zusammensetzung $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$, das gelöst rein grün erscheint. Dann als gelbe Farbstoffe Carotin von der Formel $C_{40}H_{56}$ und Xanthophyll von der Formel $C_{40}H_{56}O_2$. Sehr bemerkenswert ist, daß Willstätter und Stoll diese vier Pigmente in allen untersuchten Pflanzen aus den verschiedensten systematischen Abteilungen als durchaus identisch gefunden haben und daß insbesondere das Chlorophyll bei der vergleichenden Untersuchung durch seine konstante Zusammensetzung sich kennzeichnet.

Das Spektrum von Chlorophyll a besitzt acht, jenes von Chlorophyll b zehn Absorptionsbänder, von denen ein Band in Rot, das bei Chlorophyll b in zwei Bänder geteilt ist, besonders auffällt. Das Spektrum der gelben Pigmente weist in der stärker brechbaren Hälfte drei Bänder auf.

Schon frühzeitig hat man diese Absorptionsbänder mit dem bekanntlich nur im Lichte vor sich gehenden Prozeß der Kohlensäurezersetzung, der Photosynthese, in Beziehung zu bringen versucht[4]). Nachdem schon Lommel, Jamin und Becquerel aus theoretischen Gründen angenommen hatten, daß gerade jene Strahlen, die im Chlorophyllspektrum ausgelöscht erscheinen, bei der Zersetzung der Kohlensäure wirksam sind, haben Timirjazeff und Engelmann diese Annahme auch experimentell zu begründen versucht. Wenn nun auch in der Tat im Verlauf der Absorptions- und Assimilationskurven eine gewisse Übereinstimmung nicht zu verkennen ist, zumal in der schwächer brechbaren Hälfte des Spektrums, so geht doch aus den Untersuchungen anderer Forscher, wie Brown und Escombe, Ursprung u. a. deutlich hervor, daß die Beziehungen zwischen Absorption und Assimilation verwickelter sind, als man von vornherein annehmen möchte. Jedenfalls wird nur ein kleiner Bruchteil des von einem grünen Laubblatte absorbierten Lichtes zur Photosynthese verwendet. Ein Blatt von Helianthus annuus absorbierte bei 27° C 81% des auffallenden Lichtes. Davon fanden 80,3% zur Transpiration und nur 0,7% beim Assimilationsprozeß Verwendung. Schon Wiesner hat vor langen Jahren die Bedeutung der Lichtabsorption durch das Chlorophyll vor allem in der Erhöhung der Transpiration erblickt.

Eine starke Stütze haben die Vorstellungen über den Zusammenhang zwischen Absorption und Assimilation in der von Engelmann entdeckten Erscheinung der komplementären chromatischen Adaptation gefunden. Engelmann hat gezeigt, daß bei den in verschiedenen Meerestiefen lebenden Algen immer die zur eigenen Farbe komplementären Lichtarten die bei der Assimilation hauptsächlich wirksamen sind, da eben sie von den betreffenden Farbstoffen absorbiert werden. Schon in relativ geringen Meerestiefen sind die grünen

und blaugrünen Strahlen vorherrschend, und demnach die rotgefärbten Florideen im Vorteil.

Im Anschluß an diese Beobachtungen und Ansichten faßt Stahl auch die Chloroplastenfarbstoffe der höher entwickelten Pflanzen als das Ergebnis einer Anpassung an die Zusammensetzung des Himmelslichtes auf. Der grüne Anteil des Rohchlorophylls, das eigentliche Chlorophyll, soll zur Absorption der rotgelben bis roten Strahlen dienen, die in dem durch das trübe Medium der Atmosphäre hindurchgegangenen Sonnenlichte vorherrschen. Die gelben Pigmente des Rohchlorophylls dagegen sollen zur Absorption der blauen und violetten Strahlen bestimmt sein, die in dem diffus reflektierten Lichte des blauen Himmelsgewölbes dominieren. —

Die Chloroplasten sind in zahlreichen Fällen mit verschiedenartigen, geformten Einschlüssen versehen, worunter die Stärkeeinschlüsse[5]) die weitaus häufigsten und wichtigsten sind. Sie treten gewöhnlich in Form von zusammengesetzten Körnern auf; die einzelnen Teilkörnchen sind mehr oder minder zahlreich und, solange sie noch sehr klein sind, durch grünes Plasma vollständig voneinander getrennt. Wenn die Stärkeeinschlüsse zu beträchtlicher Größe heranwachsen, so kann schließlich die Substanz des Chlorophyllkorns nur mehr einen dünnen Überzug der Einschlüsse bilden oder anscheinend ganz durchbrochen werden. Die physiologisch-entwickelungsgeschichtlichen Beziehungen dieser Stärkeeinschlüsse zu den betreffenden Chlorophyllkörpern sind verschieden. Entweder ist die zum Aufbau des Stärkeeinschlusses verwendete Substanz ein Assimilationsprodukt des Chloroplasten, oder seine Tätigkeit beschränkt sich darauf, aus einem ihm in gelöster Form zugeführten Kohlehydrat, insbesondere aus Zucker, in seinem Inneren Stärke zu bilden. Aus dem bloßen Vorhandensein von Stärkeeinschlüssen in den Chlorophyllkörpern darf demnach noch nicht auf eine vorausgegangene Assimilationstätigkeit geschlossen werden. Und umgekehrt kann bei sehr lebhafter Assimilation die Entstehung größerer Stärkeeinschlüsse vollkommen unterbleiben, sobald nur die Assimilationsprodukte sofort nach ihrer Entstehung abgeleitet werden. Dies ist z. B. sehr häufig bei den Chlorophyllkörnern der eigentlichen Assimilationszellen (der Palisadenzellen) der Fall, während die Chlorophyllkörner des Schwammparenchyms, der Stengelrinde usw. trotz geringerer Assimilationstätigkeit die erzeugten Stärkeeinschlüsse länger in sich aufspeichern.

Fast ausnahmslos kommen in den Chloroplasten auch ölartige Einschlüsse in Form größerer oder kleinerer Tröpfchen vor, die in Alkohol löslich sind. In der Regel treten sie erst in alternden Pflanzenteilen auf; bloß bei Vaucheria sitzen auch schon den jüngeren Chloroplasten Öltropfen seitlich an, und bei den Irisarten kann die durch die winzigen Öltröpfchen bedingte Körnelung der Chromatophoren auf allen Stadien der Entwickelung des Organs beobachtet werden. In der Regel werden die Öleinschlüsse als nutzloses Degradationsprodukt der alternden Chloroplasten aufzufassen sein; doch ist nicht ausgeschlossen, daß sie in manchen Fällen (vielleicht bei Vaucheria) ein Assimilationsprodukt vorstellen.

Auch Eiweißkristalle (Kristalloide) sind in den Chloroplasten verschiedener Pflanzen gefunden worden (Phajus grandifolius, Zingiber officinale, Pellionia Daveauana u. a.). Sie scheinen die Bedeutung eines Reservestoffes zu

besitzen. — Im Anschluß hieran sind auch die für die Chloroplasten der Algen und von Anthoceros charakteristischen Pyrenoide zu erwähnen, die nach Schimper häufig aus je einem Eiweißkristall bestehen; bisweilen wird dieser noch von einer proteinartigen Hüllmasse umgeben. In manchen Fällen besitzen die Pyrenoide keine kristallinische Struktur (Zygnema, Cosmarium). Um die Pyrenoide herum treten häufig hohlkuglige Schichten aus kleineren, miteinander verwachsenden Stärkekörnern auf (Amylumherde).

2. Die Lagerung der Chloroplasten in der Zelle[6]). In den meisten Fällen läßt die Lagerung der Chloroplasten in der Zelle bestimmte Beziehungen zu den übrigen Teilen des Protoplasten und zu den verschiedenen Teilen der Zellmembran erkennen. Diese durch innere Gründe bedingte Lagerungsweise, welche direkt oder indirekt mit ihrer Funktion zusammenhängt, ist aber in der Regel keine konstante. Sie wird vielmehr durch verschiedenartige äußere Einflüsse, worunter das Licht die Hauptrolle spielt, bestimmten Veränderungen unterworfen; auch diese Umlagerungen der Chlorophyllkörper sind in der Regel mit einem bestimmten Vorteil verbunden.

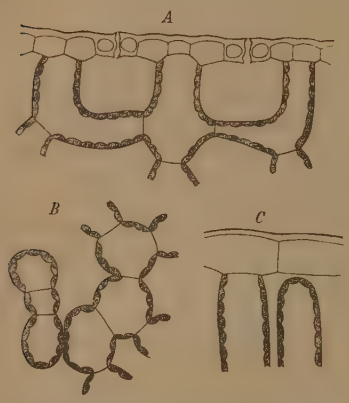


Fig. 107. Lagerung der Chlorophyllkörner in Palisadenzellen. *A* gekrümmte Palisaden von Scilla bifolia. *B* Palisadenzellen im Querschnitt von Cirsium pannonicum. *C* Palisaden von Brassica Rapa. (Vgl. den Text.)

Wir wollen zunächst die durch innere Gründe bedingte Lagerungsweise ins Auge fassen. Fast immer sind die Chloroplasten möglichst peripher gelagert, der Zellwand oder, genauer gesagt, der Hautschicht des Protoplasten angeschmiegt. Die Chlorophyllkörner treten dabei stets nur in einer einzigen Lage auf. Durch diese Verteilung wird eine möglichste Ausnutzung des Lichtes erzielt, und auch der Assimilationsgaswechsel erleichtert. Auf diesen letzteren Umstand ist es ferner zurückzuführen, wenn im Assimilationsgewebe der höher entwickelten Pflanzen die Chlorophyllkörner bei nicht zu dichter Lagerung ausschließlich oder doch vorwiegend den an die lufterfüllten Interzellularräume grenzenden Wandungsteilen angeschmiegt sind; sie befinden sich hier eben in der für die Absorption der Kohlensäure günstigsten Lage[7]). Sehr schön läßt sich diese Lagerung z. B. in den Blattrosetten von Sempervivum beobachten. Das Assimilationssystem besteht hier aus senkrecht zur Blattoberfläche orientierten Parenchymlamellen, welche nur eine Zellschicht dick sind und parallel zur Längsachse des Blattes verlaufen; die einzelnen Parenchymlamellen sind durch Interzellularspalten voneinander getrennt. Die Chlorophyllkörner treten nun unter normalen Verhältnissen ausschließlich an jenen Wänden auf, die an Durchlüftungsräume grenzen; die Fugenwände sind von Chloroplasten ganz entblößt. Auch im spezifischen Assimilationsparenchym, dem Palisadengewebe, läßt sich nicht selten beobachten, daß die Chlorophyllkörner lediglich jene Längsstreifen der Seitenwände bekleiden,

welche an die benachbarten Luftkanäle grenzen (Leucojum vernum, Echinops exaltatus, Centaurea macrophylla, Cirsium pannonicum und palustre, Fig. 107 *B*).

So wie die Chlorophyllkörner im Assimilationsgewebe bestimmte Wandungsteile bevorzugen, so suchen sie andere zu vermeiden. Im Palisadengewebe sind meinen Beobachtungen nach diejenigen Zellwände, durch die hindurch ein regelmäßiger Stoffverkehr stattfindet, von Chlorophyllkörnern entblößt; es sind dies die Querwände, durch welche einerseits, von der Epidermis oder dem Wassergewebe her, ein Wasserstrom fließt, und andererseits, gegen das stoffableitende Schwamm- und Leitparenchym zu, die auswandernden Assimilationsprodukte strömen. Daß hierbei nicht die Orientierung der Querwände zur Organoberfläche das maßgebende Moment ist, geht daraus hervor, daß, wenn die Palisadenzelle mit ihrem oberen Ende in eine lufterfüllte Atemhöhle hineinragt, auch die betreffende Querwand von Chlorophyllkörnern besetzt ist (Fig. 107 *C*), während andererseits bei gekrümmten Palisadenzellen die unteren Querwände auch dann von Chlorophyllkörnern entblößt sind, wenn sie eine geneigte oder zur Organoberfläche nahezu senkrechte Stellung zeigen (Fig. 107 *A*).

Zu der durch innere Umstände bedingten Lagerungsweise der Chloroplasten gehören auch ihre lokalen Beziehungen zum Zellkern. Schon bei den Algen machen sich solche Beziehungen in oft sehr auffallender Weise geltend. Bei Mougeotia liegt der Kern stets der axilen Chlorophyllplatte an, und zwar ungefähr in der Mitte einer Breitseite der Platte; bei manchen Spirogyraarten sitzt der Kern unmittelbar dem Chlorophyllband auf; bei anderen Arten mit zentral suspendiertem Zellkern ist dieser durch Plasmafäden mit den Pyrenoiden der Chlorophyllkörper verbunden. Unter den höher entwickelten Pflanzen bieten die Selaginellen sehr auffallende Beispiele dar. In den Trichterzellen von S. Martensii und grandis, die nur einen einzigen muldenförmigen Chloroplasten besitzen, liegt der Zellkern ausnahmslos am Grunde der Mulde dem Chlorophyllkörper unmittelbar an (Fig. 106 *A*). Nicht minder auffallend ist die konstande Anlagerung der Zellkerne an die Chlorophyllketten des Stengelparenchyms der Selaginellen (Fig. 6). Bei den höheren Pflanzen machen sich übrigens diese lokalen Beziehungen zwischen Zellkern und Chloroplasten (bzw. auch Leukoplasten) vorwiegend in solchen Geweben geltend, in denen Stärke aus anderen Assimilaten gebildet wird, also besonders in jungen Pflanzenteilen und Speichergeweben. Da findet man oft die Chromatophoren rings um den Zellkern angehäuft; sie zerstreuen sich aber wieder, sobald die Stärkekörner in ihnen sehr groß geworden sind. Nach Auflösung dieser letzteren kann dann abermals Anhäufung um den Zellkern erfolgen (Orchis fusca, Adoxa moschatellina nach A. Meyer). Der Zellkern scheint sonach auf die Stärkebildung in den Chromatophoren einen bestimmten Einfluß auszuüben. Dafür spricht u. a.

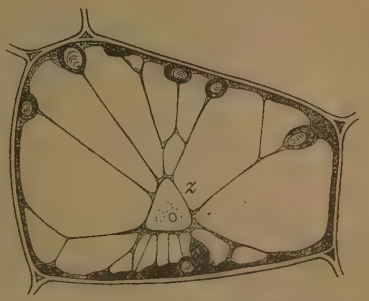


Fig. 108. Peripher gelegene Parenchymzelle einer ergrünenden Kartoffelknolle; vom Kern *z* aus strahlen Plasmafäden gegen die Chloroplasten zu.

auch die schon oben erwähnte Beobachtung Pringsheims, daß bei Spirogyraarten mit zentral suspendiertem Zellkern die von ihm ausstrahlenden Plasmafäden an die Amylumherde der Chloroplasten ansetzen. Eine analoge Beobachtung habe ich an einer ergrünenden Kartoffel gemacht, in der die Mehrzahl der vom Kern ausstrahlenden Plasmafäden mit den wandständigen, stärkebildenden Chlorophyllkörnern verbunden war (Fig. 108). Von Lidforß ist später gezeigt worden, daß diese Erscheinung weit verbreitet ist. In Epidermis- und Assimilationszellen, in Rindenparenchym und in Speichergeweben sind die Chloroplasten und Leukoplasten überaus häufig durch Plasmafäden mit den Zellkernen verbunden; Lidforß faßt diese Fäden teils als direkte Kernfortsätze, teils als Ausstrahlungen der Kernmembran auf und ist geneigt, in ihnen reizleitende Strukturen zu erblicken, durch die der Zellkern seinen Einfluß auf die Chromatophoren geltend macht.

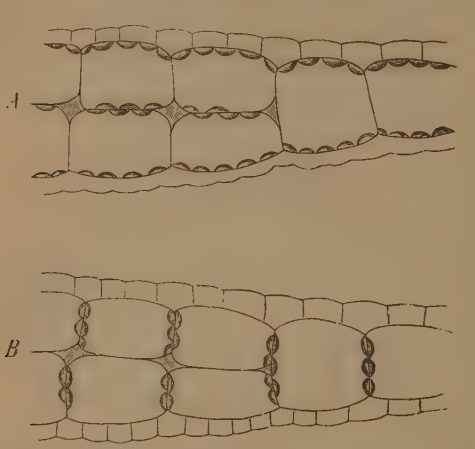


Fig. 109. Querschnitte durch das Laub von Lemna trisulca. *A* Epistrophe (Flächenstellung), *B* Apostrophe (Profilstellung) der Chlorophyllkörner. (Nach Stahl.)

Gehen wir nun zu dem Einfluß äußerer Faktoren auf die Lagerung des Chloroplasten über, so ist hier zunächst der vom Licht ausgeübte Einfluß zu erörtern, welcher von Boehm entdeckt, und von einer ganzen Anzahl von Forschern besonders von Stahl und in neuerer Zeit von Senn genauer studiert worden ist.

Schon bei den Algen macht sich dieser orientierende Einfluß des Lichtes geltend. So ist z. B. die Lagerung der axilen Chlorophyllplatten in den zylindrischen Zellen von Mougeotia durchaus keine regellose; wie aus den Versuchen Stahls überzeugend hervorgeht, orientiert sich nämlich die Chlorophyllplatte jeder Zelle bei schwächerem, diffusem Lichte senkrecht zum Strahlengange des Lichtes (Flächenstellung), bei intensiver Beleuchtung, d. i. bei direkter Insolation, dagegen fällt ihre Ebene mit der Richtung des Strahlenganges zusammen (Profilstellung). Durch Wechsel der Beleuchtungsverhältnisse gelingt es leicht, die entsprechenden Drehungen der Chlorophyllplatten herbeizuführen.

Der Nutzen dieser Lageänderungen ist leicht einzusehen: bei der ihnen zusagenden Lichtintensität nehmen die Chloroplasten die Flächenstellung an, um möglichst viel Licht auffangen zu können. Bei stärkerer Lichtintensität, die durch zu rasche Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes, vielleicht auch noch auf andere Weise, schädlich wirkt, suchen sich die Chloroplasten durch die Profilstellung, wobei sie möglichst wenig Licht auffangen, zu schützen.

Wenn die Chloroplasten wandständig sind, so werden die ihnen zusagenden Beleuchtungsverhältnisse durch Verschiebungen längs der Zellwände erreicht. Das ist z. B. in den zylindrischen Schläuchen und Zellfäden der Algengattung

Vaucheria, der Moosprotonemen und der hinteren fadigen Teile der Farnprothallien der Fall. Ebenso ferner in den ein- oder mehrschichtigen Zellflächen der Moosblättchen, Farnprothallien, Wasserlinsen usw. Hier sind für die Lagerungsverhältnisse der Chlorophyllkörner, sofern sie vom Lichte abhängig sind, nur die Intensitätsunterschiede maßgebend, die hinsichtlich der Beleuchtung zwischen den verschiedenen Wandpartien bestehen. Die Richtung der einfallenden Lichtstrahlen kommt nur insofern zur Geltung, als von ihr die verschieden starke Beleuchtung der einzelnen Wandpartien abhängig ist. Nach den eingehenden Untersuchungen von Senn läßt sich ganz allgemein sagen, daß die Chlorophyllkörner jene Wandteile aufsuchen, an denen die für sie günstige Lichtintensität herrscht; im diffusen Tageslichte mittlerer Intensität begeben sie sich nach den beleuchteten, bei direkter Besonnung nach den verdunkelten Stellen. In einem Laubmoosblatt oder Farnprothallium liegen demnach die Chlorophyllkörner in schwächerem, diffusen Lichte den zur Organoberfläche parallelen Wänden an; die Seitenwände sind chlorophyllfrei. Diese Anordnung wurde von Frank als Epistrophe bezeichnet. Bei steigender Lichtintensität, im gedämpften Sonnenlichte, verlassen die Chlorophyllkörner die Flächenwände und treten nunmehr auf die Seitenwände hinüber; diese zweite Stellungsart hat Frank Apostrophe genannt. So kommt es gleichfalls zu einer Flächenstellung und Profilstellung der Chloroplasten, die aber nicht von der Richtung des Lichteinfalls als solcher bewirkt wird. — Bei besonders intensiver Beleuchtung, im ungeschwächten Sonnenlichte, kommt eine dichte Lagerungsweise der Chlorophyllkörner zustande, welche von Schimper als Systrophe bezeichnet wird: die Chloroplasten lösen sich von den Zellwänden ab und ballen sich zu einem oder mehreren dichten Klumpen zusammen. Durch gegenseitige Beschattung wird so der größtmögliche Schutz gegen die schädliche Wirkung zu intensiver Beleuchtung erzielt.

In den spezifischen Assimilationszellen der höher entwickelten Pflanzen, den Palisadenzellen, sind es im allgemeinen die Längswände (Seitenwände), an denen die den Chlorophyllkörnern zusagenden Beleuchtungsverhältnisse herrschen. Die Chlorophyllkörner sind um so mehr auf diese Wandteile angewiesen, als nur eine geringe Anzahl von ihnen auf den oberen und unteren Querwänden Platz finden würde. Diese Lagerung der Chlorophyllkörner darf aber nicht, mit Stahl, als Profilstellung in bezug auf die Richtung des einfallenden Sonnenlichtes betrachtet werden. Das ist schon deshalb ausgeschlossen, weil die in fixer Lichtlage befindlichen Laubblattspreiten bei dem wechselnden Stand der Sonne vom Morgen bis Abend von den Sonnenstrahlen unter den verschiedensten Winkeln getroffen werden. Überdies habe ich beobachtet, daß wenn die Palisadenzellen gebogen sind, die Anordnung der Chlorophyllkörner an den Längswänden keine andere ist, als gewöhnlich (Fig. 107*A*) und daß, wenn die Enden der Palisadenzellen in Interzellularen ragen, auch die Querwände von Chlorophyllkörnern besetzt sind, obgleich sich diese hier in der Flächenstellung befinden (Fig. 107*C*).

So wie mehr oder minder starke Lichtreize tiefgreifende Umlagerungen der Chloroplasten auslösen können, so gilt dies auch von anderen Reizen. Auch durch Erschütterungen und mechanische Verletzungen, durch Wasserentziehung, Temperaturschwankungen und chemische Reize kann die Epistrophe in die Apostrophe und eventuell auch in Systrophe übergeführt werden. Von Senn wurde im Anschluß an Beobachtungen von Frank, G. Kraus und mir gezeigt, daß die Chloroplasten

bei einseitiger Abkühlung der Zellen ausgesprochen thermotaktisch reagieren, indem sie sich nach der wärmeren Seite zurückziehen und sich hier zusammenballen. So kommt es, daß in immergrünen Blättern die Chlorophyllkörner des Palisadengewebes im Winter am Grund der Zellen zu je einem Klumpen angehäuft sind. — Bemerkenswert ist schließlich, daß auch vollständige Verdunkelung sehr häufig die Apostrophe auslöst, namentlich dann, wenn sie längere Zeit hindurch andauert.

Die verschiedenartigen Umlagerungen der Chloroplasten beruhen, soweit bis jetzt festgestellt werden konnte, nicht auf aktiver Beweglichkeit, sondern auf passivem Transporte seitens des Cytoplasmas oder bestimmter Strukturen desselben. So werden z. B. nach Knoll und Linsbauer in den Blattzellen von Funaria die Chlorophyllkörner durch die Fäden eines plasmatischen Netzwerkes hin- und hergezogen, das aber kein dauerndes Differenzierungsprodukt des Cytoplasmas darstellt[8]). Ob in manchen Fällen, insbesondere bei manchen Algen, amöboide Bewegungen der Chloroplasten eine Rolle spielen, bleibt dahingestellt. Wenn aber auch die Lageänderungen der Chloroplasten im allgemeinen passiv erfolgen, so ist es doch zum mindesten sehr wahrscheinlich, daß die Reize, welche bestimmte Bewegungen auslösen, von den Chloroplasten selbst perzipiert werden, daß sie also vor allem lichtempfindlich sind. In welcher Weise dann die Chloroplasten das Cytoplasma oder bestimmte Strukturen desselben zu den entsprechenden Bewegungsvorgängen veranlassen, ist allerdings völlig ungewiß.

3. Chlorophyllgehalt und Assimilationsenergie. Je zahlreicher die Chlorophyllkörner einer Zelle sind, desto größer wird begreiflicherweise die Assimilationsenergie dieser Zelle sein. Am chlorophyllreichsten sind die Palisadenzellen, die man schon aus diesem Grund als spezifische Assimilationszellen bezeichnen darf. Da sich das Mesophyll der meisten Laubblätter in Palisadengewebe und Schwammparenchym differenziert, so erscheint es vor allem interessant, das Verhältnis dieser beiden Gewebearten hinsichtlich ihres Chlorophyllgehaltes kennen zu lernen, um so einen Anhaltspunkt für die Beurteilung ihrer Assimilationsenergie zu gewinnen. Ich habe deshalb für verschiedene Pflanzen die Menge der Chlorophyllkörner in den Laubblättern durch Zählung approximativ bestimmt und bringe im nachstehenden einige Resultate dieser Zählungen zur Mitteilung. — Im Laubblatt von Ricinus communis enthält eine Palisadenzelle im Durchschnitt 36, eine Schwammparenchymzelle 20 Chlorophyllkörner. Wegen der mehr als doppelt so großen Anzahl von Palisadenzellen sind pro qmm Blattfläche im Palisadengewebe ca. 403200, im Schwammparenchym nur 92000 Chlorophyllkörner enthalten. Auf das erstere entfallen daher 82%, auf das letztere 18% der Gesamtmenge an Chlorophyllkörnern. In nachfolgender Tabelle sind die gleichen prozentischen Angaben für verschiedene andere Pflanzen zusammengestellt worden:

	Palisadengewebe	Schwammparenchym
Fragaria elatior	86	14
Pulmonaria officinalis . .	85	15
Ricinus communis . . .	82	18
Brassica Rapa	80	20
Galeopsis Tetrahit . . .	79	21
Tropaeolum majus . . .	77	23
Helianthus annuus . . .	73	27
Phaseolus multiflorus . .	69	31
Bellis perennis	67	33

Im Maximum enthält also das Palisadengewebe 6 mal, im Mittel 3—5 mal, im Minimum 2 mal so viel Chlorophyllkörner als das Schwammparenchym. Es kann demnach keinem Zweifel unterliegen, daß die Assimilationsenergien dieser beiden Gewebearten in einem ähnlichen Verhältnis zueinander stehen; der Unterschied ist jedenfalls noch größer, weil sich das Palisadengewebe auf der Blattoberseite befindet und deshalb weit günstigeren Beleuchtungsverhältnissen ausgesetzt ist, als das von ihm beschattete Schwammparenchym, und weil, wie wir später noch ausführlicher hören werden, die Ableitung der Assimilationsprodukte aus dem Palisadengewebe rascher erfolgt als aus dem Schwammparenchym.

Das Resultat aus diesen Zellenangaben besteht also in der Anerkennung des Palisadengewebes als spezifisches Assimilationsgewebe des typisch gebauten Laubblattes. Dasselbe Ergebnis kann auf vergleichend-anatomischem Weg erreicht werden, indem wir den Bau der Zweige jener laubblattlosen Pflanzen untersuchen, welche ihr Assimilationssystem in die Stengelorgane verlegt haben. Hierher gehören z. B. die Equiseten, Ephedra, Asparagus, Casuarina, Spartium, Genistaarten u. a. Hier finden wir das Rindenparenchym der jüngeren Zweige als typisches Palisadengewebe ausgebildet und sehen also, daß diese Geweheart nicht etwa nur eine morphologische Eigentümlichkeit der Laubblätter ist, sondern das anatomisch-physiologische Hauptmerkmal aller vollkommen ausgebildeten Assimilationsorgane.

Von H. Pick[9]) ist die große Assimilationsenergie des chlorophyllreichen Palisadengewebes auch auf direktem Wege, mittels gasanalytischer Versuche, nachgewiesen worden. Er verglich die eben erwähnten Zweige blattloser Sträucher hinsichtlich der Sauerstoffausscheidung im Lichte mit den Zweigen laubblatttragender Pflanzen, deren Rindenparenchym verhältnismäßig chlorophyllarm ist. Während die letzteren nur ganz geringe, oft kaum konstatierbare Sauerstoffmengen aushauchten, war die Sauerstoffausscheidung der ersteren eine sehr beträchtliche. So betrug die nach dreistündiger Besonnung ausgeschiedene Luftmenge pro qcm für Casuarina excelsa 1,6 ccm, für Spartium monospermum 2,3 ccm.

Bei ähnlich gebauten Laubblättern kann aus dem Chlorophyllgehalte mit einer gewissen Sicherheit auf die Assimilationsenergie geschlossen werden. Von C. A. Weber[10]) wurde für mehrere Pflanzen die Menge der von der Blattflächeneinheit an einem Assimilationstage im Durchschnitt produzierten Trockensubstanz ermittelt, um einen Ausdruck für die Leistungsfähigkeit oder Assimilationsenergie der Blattfläche zu gewinnen. Es stellte sich dabei für jede einzelne Pflanzenart eine »spezifische Assimilationsenergie« heraus, die aber von Weber nicht weiter erklärt wurde. Es lag unter solchen Umständen natürlich nahe, die Menge der Chlorophyllkörner in den betreffenden Blattflächeneinheiten zu bestimmen, um zu sehen, ob zwischen Assimilationsenergie und Chlorophyllgehalt ein festes Verhältnis herrsche. Setzen wir diese beiden Größen für Tropaeolum majus gleich 100, so ergeben sich für die übrigen Pflanzen die nachstehenden Werte:

	Spez. Assimilationsenergie	Anzahl der Chlorophyllkörner
Tropaeolum majus	100	100
Phaseolus multiflorus	72	64
Ricinus communis	118,5	120
Helianthus annuus	124,5	122

Die Proportionalität zwischen Chlorophyllgehalt und Assimilationsenergie ist also ganz unverkennbar. Daß sie nicht ganz genau ist, erklärt sich aus der Unvollkommenheit der Versuchsanstellung, aus dem abweichenden Blattbau und aus der ungleichen Größe der Chlorophyllkörner bei den einzelnen Arten.

Wahrscheinlich ist die Assimilationsenergie der Chloroplasten bei verschiedenen Pflanzen auch eine spezifisch verschiedene: bei gleicher Größe und Gestalt und gleichem Farbstoffgehalte mag das Chlorophyllkorn einer bestimmten Pflanzenart unter gleichen äußeren Bedingungen kräftiger oder schwächer assimilieren, als das einer anderen Art. Allein auch bei ein und derselben Spezies ist die Assimilationsenergie der Chlorophyllkörner Schwankungen unterworfen, die nicht nur durch Unterschiede in den äußeren Assimilationsbedingungen verursacht sind. So hängt die Assimilationsleistung der Chloroplasten u. a. von ihrem Alter ab: bei verschiedenen Pflanzen assimilieren nach Willstätter und Stoll herbstliche, aber noch grüne Blätter fast gar nicht mehr, während sie bei anderen Arten ungeschwächt weiter assimilieren. Auch verschiedene milde Eingriffe, wie z. B. ganz kurzer gelinder Druck, heben das Assimilationsvermögen oft vollständig auf: die Chloroplasten werden inaktiv. Daraus geht hervor, daß beim Assimilationsprozesse nicht nur die Menge des Chlorophyllfarbstoffes, sondern auch der Zustand der lebenden plasmatischen Grundsubstanz der Chloroplasten eine wesentliche Rolle spielt.

Im allgemeinen entscheidet aber über die Assimilationsleistung in erster Linie die quantitative Ausbildung des Chlorophyllapparates.

III. Der anatomische Bau des Assimilationssystems[11]).

A. Das Bauprinzip der Oberflächenvergrößerung.

Wir haben bereits im vorigen Kapitel das Palisadengewebe als das spezifische Assimilationsgewebe kennen gelernt und müssen daher von diesem Gewebe ausgehen, wenn wir den anatomischen Bau des Assimilationssystems mit seiner physiologischen Funktion in Beziehung setzen wollen. Dabei dürfen wir aber niemals außer acht lassen, daß die zur Oberfläche des Organs rechtwinklige Anordnung der Assimilationszellen nur einen Spezialfall bildet, daß es auch quer- und längsgestreckte Assimilationszellen gibt, worauf eine umfassende Erklärung des anatomischen Baues des Assimilationssystems gleichfalls Rücksicht zu nehmen hat.

Wir wollen bei unseren Erörterungen von dem Chlorophyllgewebe des Pinusblattes ausgehen. Bei der mikroskopischen Betrachtung eines Querschnittes durch eine Kiefernadel sehen wir, daß die großen polygonalen Assimilationszellen lückenlos aneinanderschließen und eigentümliche Membranfalten aufweisen, die bald mehr bald weniger tief in das Zellinnere vorspringen und je nach der Lage der Zellen verschieden orientiert sind (Fig. 110 *A*). In den mehr einwärts gelegenen Zellen zeigen die Falten keine bestimmte Orientierung zur Oberfläche des Blattes; in den peripherisch gelegenen bemerkt man aber fast ausschließlich zur Blattoberfläche senkrecht gestellte Falten, so daß die polygonal-tafelförmigen Assimilationszellen mit palisadenförmig orientierten Armen ausgestattet erscheinen. Gewöhnlich ragen aus entgegengesetzter Richtung zwei Falten nach innen

vor, wodurch die betreffende Zelle einem H mit stark verkürztem Querbalken ähnlich wird. Es könnte nun zweifelhaft erscheinen, ob diese Palisaden bildenden Zellen als eine dem typischen Palisadengewebe analoge Zellschicht zu betrachten seien, oder ob es sich hier bloß um eine rein äußerliche Ähnlichkeit handle, aus der weiter nichts zu folgern wäre. Die Untersuchung des Pinusblattes kann diesen Zweifel nicht lösen, weil sein anatomischer Bau zu sehr von dem eines typisch gebauten Laubblattes abweicht. Wenn wir dagegen die Laubblätter verschiedener Ranunculaceen untersuchen, z. B. von Trollius europaeus, Caltha palustris, Aconitum Napellus und dissectum, Paeonia- und Anemonearten usw., so erkennen wir auf den ersten Blick jene »Armpalisadenzellen« wieder, die wir bereits auf dem Querschnitte der Kiefernadel beobachtet haben. Sie nehmen hier genau dieselbe Stellung zwischen der oberen Epidermis und dem Schwammparenchym ein, wie in den Blättern anderer Ranunculaceen (z. B. von Ranunculus, Helleborus, Eranthis hiemalis, Aquilegia vulgaris u. a.) das typisch ausgebildete Palisadengewebe, und es kann demnach nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, daß man es in diesem eigentümlichen, durch Faltenbildung ausgezeichneten Assimilationsgewebe nur mit einer merkwürdigen Modifikation des Palisadengewebes zu tun habe.

Bevor wir aus dieser Tatsache weitere Folgerungen ableiten, wollen wir uns noch etwas eingehender mit dem anatomischen Bau des Armpalisadengewebes vertraut machen. Es kommt in allen großen Abteilungen der Gefäßpflanzen, bei den Dikotylen und Monokotylen, den Gymnospermen und häufig auch bei den Pteridophyten vor. Unter den Dikotylen sind es die bereits erwähnten Ranunculaceen, die ein (sehr verschiedenartig gebautes) Armpalisadengewebe aufweisen, ferner die Gattungen Sambucus (Fig. 110 *B*), Viburnum, Saurauja, Meliosma, Acanthopanax, Cussonia, Schwenkia, Chloranthus, Phyllanthus u. a.; unter den Monokotylen verschiedene Bambusa- und Arundinariaspezies, ferner Elymus-, Calamagrostisarten und Alstroemeria psittacina. Unter den Gymnospermen sind die Pinus- und Cedrusarten zu nennen, unter den Farnen Aspidium aculeatum und Sieboldi, Lomaria gibba, Todea aspera, verschiedene Adiantumarten (Fig. 110 *C*) und Didymochlaena sinuosa. Die Falten reichen entweder nur von der oberen, der Epidermis anliegenden Seite in das Zellinnere hinein und zerteilen so die obere Hälfte des Zelleibes in mehrere sich bald abrundende Arme, oder es kommt auch auf der entgegengesetzten, an das Schwammparenchym angrenzenden Seite der Zellen zur Faltenbildung, so daß jene H-Form entsteht, die wir bereits im Pinusblatte kennen lernten. Hierher gehören z. B. Anemone silvestris und Clematis recta. In den tafelförmigen Chlorophyllzellen von Bambusa Simonii reichen die Falten nur von unten nach oben, so daß die Zellen kammförmig aussehen. Auch die Farne besitzen derartige Faltenbildungen, wozu sich aber noch häufig Seitenfalten gesellen. Was die Anzahl der Zellarme betrifft, in die sich eine Zelle teilt, so schwankt sie zwischen 2 (Caltha palustris) bis 8 und darüber (Todea aspera). Am gewöhnlichsten sind 3—4 Arme. Die Länge der Falten ist verschieden; sie beträgt 1—2 Drittel der Zellhöhe.

Aus der Auffassung der Armpalisadenzellen als einer modifizierten Form des typischen Palisadengewebes ergibt sich die physiologische Gleichwertigkeit der als Palisaden zu bezeichnenden Gewebebestandteile, mögen sie nun aus

bloßen Zellarmen oder aus ganzen Zellen bestehen. Man kann sich dementsprechend die radialen Längswände des echten Palisadenparenchyms als vollständig ausgezogene, bis zum entgegengesetzten Wandstück reichende Falten denken, oder umgekehrt die Falten als unvollständige Scheidewände vorstellen. Auch der Vergleich einer Armpalisadenzelle mit einem Bündel mehrerer typischer Palisadenzellen, die seitlich zum Teil verschmolzen sind, trägt zur Veranschaulichung dieses Verhältnisses bei.

Mit den nunmehr gewonnenen Erfahrungen kehren wir wieder zur Betrachtung des Chlorophyllparenchyms der Pinusnadeln zurück. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die Falten der peripherischen Armpalisadenzellen mit den unregelmäßig orientierten Falten der weiter innen gelegenen Zellen ganz gleichwertig sind und durch ein und dasselbe Bauprinzip gefordert werden. Während aber bei letzteren bloß nach der Ursache ihres Auftretens zu forschen

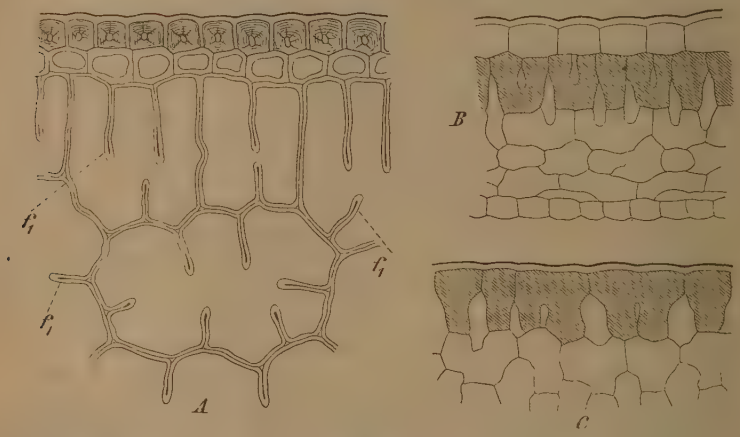


Fig. 110. Armpalisadengewebe. *A* Teil des Blattquerschnittes von Pinus Laricio. Die Membranfalten sind in den subepidermalen Assimilationszellen senkrecht zur Blattfläche orientiert ( ), in den darunterliegenden Zellen dagegen ohne bestimmte Orientierung ( ). Der Deutlichkeit wegen wurden bloß die Zellwände gezeichnet. *B* Querschnitt durch das Laubblatt von Sambucus nigra. Die Armpalisadenschicht ist schraffiert. *C* protodermale Armpalisadenschicht von Adiantum trapeziforme.

ist, muß bei den ersteren außerdem noch die Ursache ihrer bestimmten Orientierung ausfindig gemacht werden. Es handelt sich also bei der Erklärung des Palisadengewebes um zwei Probleme. Das erste lautet: Welcher Vorteil ist für die Funktion der Assimilationszelle mit der Wand- und Faltenbildung an sich verknüpft? Das zweite Problem dagegen lautet: Welchen Vorteil zieht die Pflanze aus der zur Oberfläche des Organs rechtwinkligen Orientierung der Wände und Falten? Indem wir in diesem Kapitel an die Beantwortung der ersten Frage gehen, ist es unsere nächste Aufgabe, die physiologische Bedeutung der unregelmäßig orientierten Falten in den assimilierenden Zellen des Pinusblattes klarzulegen.

Vor allem muß festgestellt werden, in welcher Weise durch die Faltenbildung die Assimilationstätigkeit der Zelle begünstigt oder gesteigert wird. Die Antwort auf diese Frage liegt in der Beobachtung, daß die Chlorophyll-

körner, welche ja immer wandständig sind, in allen Fällen auch von den beiderseitigen Falten Besitz ergreifen. Die physiologische Bedeutung der Wandeinfaltungen in assimilierenden Zellen besteht also vor allem darin, daß sie die Innenfläche der Zellhaut vergrößern und so Platz schaffen für eine vermehrte Anzahl von Chlorophyllkörnern. Wir sehen also, daß das Prinzip der Oberflächenvergrößerung, das den Chlorophyllapparat der Zelle in einzelne Körner zerteilte, auch für den anatomischen Bau des ganzen Gewebes maßgebend ist.

Die Größe des Gewinnes an Chlorophyllkörnern, welcher der Pflanze durch die Wandeinfaltungen und die ihnen physiologisch gleichwertigen Wandungen des Palisadengewebes erwächst, ist sehr ansehnlich. Setzen wir die Innenfläche der faltenlos gedachten Zelle = 100, so umfaßt die Innenfläche der mit Falten versehenen Zelle 120—150 Flächeneinheiten. Für eine einseitig-tafelförmige Zelle von Bambusa Simonii mit 3 Falten beträgt dieser Wert 145, für eine tafelförmige Zelle von Pinus silvestris mit unregelmäßig orientierten Falten 115—135, für eine H-förmige Armpalisadenzelle von Anemone silvestris bis 127, für eine vierarmige Palisadenzelle von Sambucus nigra 148. Selbstverständlich ist der Oberflächengewinn noch größer, wenn statt der Falten wirkliche Scheidewände auftreten.

Auf eine ganz abweichende Art kommt die Oberflächenvergrößerung in den Laubblättern verschiedener Hymenophyllaceen zustande. Bei Trichomanes auriculatum, Hymenophyllum Karstenianum, speciosum, plumosum und Malingii hat bereits Mettenius eine papillenförmige Ausstülpung der Außenwände der oberflächlich gelegenen assimilierenden Zellschicht beobachtet. Die Wände dieser Papillen sind dicht mit Chlorophyllkörnern bekleidet. Bei H. Malingii sind die Papillen geradezu von palisadenförmiger Gestalt, 2—4mal so lang als breit (Fig. 111). Man kann hier in der Tat von einem aus Haaren bestehenden Palisadengewebe sprechen.

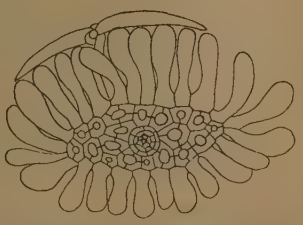


Fig. 111. Querschnitt durch eine Blattfieder von Hymenophyllum Malingii. (Nach Giesenhagen.)

B. Das Bauprinzip der Stoffableitung auf möglichst kurzem Wege.

Es ist nunmehr das zweite Bauprinzip auseinanderzusetzen, welches die jeweilige Richtung erklärt, in der die vom ersten Bauprinzip geforderten Falten und Zellwände eingeschaltet werden. Seine mehr oder minder durchgreifende Anwendung bedingt es vor allem, daß der anatomische Bau des Assimilationssystems ein so mannigfaltiger ist.

Es ist klar, daß die möglichst rasche Ableitung der Assimilationsprodukte aus dem funktionierenden Gewebe eine wichtige Bedingung für einen ungestörten Verlauf der Assimilationstätigkeit bildet. Jedes einzelne Chlorophyllkorn soll womöglich nur die selbsterzeugten Assimilationsprodukte in Stärkekörner verwandeln und durch Stärkebildung aus auswärts eingewanderten Kohlehydraten

möglichst wenig in Anspruch genommen werden. Ein längeres Verweilen, ein Wandern, oder gar eine Aufspeicherung der Assimilationsprodukte in den assimilierenden Zellen muß schon deshalb als unvorteilhaft erscheinen, weil nach einem bekannten Erfahrungssatze jeder chemische Prozeß um so glatter, vollständiger und rascher verläuft, je schneller die dabei entstehenden Produkte entfernt werden. Übrigens gilt auch für andere Stoffwechselprozesse in Pflanzenzellen der Satz, daß ihre ungestörte Fortdauer an die rechtzeitige Beseitigung der Stoffwechselprodukte geknüpft ist.

Die Pflanze muß also nach dem Gesagten trachten, die Assimilationsprodukte aus dem Chlorophyllgewebe möglichst bald und auf möglichst kurzem Wege zu entfernen. Damit ist aber auch gesagt, daß sie es womöglich zu vermeiden hat, das Assimilationsgewebe gleichzeitig als Ableitungsgewebe zu benützen, durch das die Assimilationsprodukte aus den Laubblättern hinausgeschafft werden. Die größte Vollkommenheit im Bau des Assimilationssystems wird erreicht sein, wenn jede assimilierende Zelle die von ihr erzeugten Stoffe direkt einem anderen, dem ableitenden Gewebe zuführt.

Von dem Ausmaß, in dem das Bauprinzip der Ableitung auf möglichst kurzem Wege zur Durchführung gelangt, ist die Richtung abhängig, die der Strom der auswandernden Assimilationsprodukte einschlägt. Wird dieses Bauprinzip ganz vernachlässigt, dann fungiert das Assimilationssystem zugleich als Ableitungsgewebe, und die Stromrichtung geht von der Spitze des Blattes direkt zur Basis. Bei eingetretener Differenzierung der Blattgewebe schlagen die Assimilationsprodukte im Assimilationssystem entweder die Querrichtung ein, indem sie auf kürzestem Wege den längsverlaufenden Leitbündeln zuströmen, oder sie bewegen sich senkrecht nach abwärts einem dichten Netze von großen und kleinen Leitbündeln zu, das unter dem Assimilationssystem allseits ausgebreitet ist.

In diesen verschiedenen Stromrichtungen werden nun die vom Prinzip der Oberflächenvergrößerung geforderten Membranfalten und Längswände eingeschaltet. Daraus ergibt sich also die schlauchförmige, gestreckte Gestalt der meisten Assimilationszellen, insbesondere der Palisaden.

1. Die Bautypen des Assimilationssystems.

Die große Mannigfaltigkeit im anatomischen Bau des Assimilationssystems, wovon im nachfolgenden einige Beispiele gegeben werden sollen, kommt dadurch zustande, daß das Prinzip der Stoffableitung auf möglichst kurzem Wege in den verschiedensten Abstufungen einer bald größeren, bald geringeren Vollkommenheit zur Geltung kommt. Dementsprechend habe ich die verschiedenen Konstruktionsformen des assimilatorischen Gewebesystems in eine Reihe von 10 Typen zusammengefaßt und diese drei Systemen untergeordnet.

Erstes System: Das Assimilationsgewebe dient zugleich als Ableitungsgewebe. Hier begegnen wir der untersten Ausbildungsstufe des Assimilationssystems. Das assimilierende Gewebe besorgt zugleich die Ableitung der Assimilationsprodukte aus dem ganzen Organ, und indem die Zellwände in der entsprechenden Richtung eingeschaltet werden, entstehen mit der Blattoberfläche parallel verlaufende, längsgestreckte Assimilationszellen. Sie bilden

in den meisten Laubmoosblättern eine einzige Lage, bei Elodea canadensis zwei Schichten, und bei Galanthus, Leucojum und Sempervivum ein mehrschichtiges, oft sehr mächtig ausgebildetes Gewebe. Bei Galanthus nivalis befindet sich unter der Epidermis der Oberseite eine aus 3—4 Zellagen bestehende Schicht von chlorophyllreichen Zellen, die in der Längsrichtung des Blattes gestreckt sind und sehr regelmäßige, zur Blattoberfläche parallele Längsreihen bilden. Die Länge der Zellen ist sehr variabel und übertrifft die Breite um das 2—5fache. Auf der Blattunterseite tritt eine chlorophyllärmere Zellschicht auf, die ungefähr von gleicher Mächtigkeit ist, wie die der Blattoberseite, und gleichfalls aus längsgestreckten, reihenweise angeordneten Zellen besteht. Das Interzellularsystem ist aber in dieser Schicht weit stärker ausgebildet, als in der oberen.

Hin und wieder zeigen die Vertreter dieses Systems bereits das Bestreben, eine Arbeitsteilung zwischen assimilierendem und ableitendem Gewebe eintreten zu lassen. So sind bei Elodea canadensis die chlorophyllärmeren Zellen der unteren Zellage des Blattes schmäler und länger, als die der oberen Schicht, woraus hervorgeht, daß sie der Funktion der Stoffleitung besser angepaßt sind.

Zweites System: Es ist ein Assimilations- und ein Ableitungsgewebe vorhanden. Die Assimilationsprodukte wandern aus dem ersteren direkt in das letztere. Dieses System ist das formenreichste. Immer wieder tauchen neue Konstruktionsvariationen auf, die aber trotz ihrer Mannigfaltigkeit die Herrschaft der obenerwähnten Bauprinzipien stets deutlich erkennen lassen.

Die einfachste Konstruktionsform ist in den Blättern der Gattungen Gladiolus und Tritonia, ferner bei Iris germanica ausgebildet; sie charakterisiert sich durch längsverlaufende Ableitungsstränge und quergestreckte Assimilationszellen. Bei Gladiolus, wo dieser Typus am vollkommensten entwickelt ist, sind die grünen Zellen 4—7mal so lang als breit und bilden auf dem Blattquerschnitt ein ziemlich lückenloses Gewebe, während man auf Oberflächenschnitten zwischen den Längswänden der quergestreckten Zellen ziemlich breite Interzellularspalten auftreten sieht (Fig. 112). Diese quergestellten Spalten sind ebenso viele Schranken, die einer Auswanderung der Assimilationsprodukte senkrecht zur Streckungsrichtung der grünen Zellen entgegenstehen. Die Assimilate strömen vielmehr nach rechts und links den eigentlichen Hauptbahnen zu, die teils von den Parenchymscheiden der kleineren Gefäßbündel, teils von größeren Lamellen und Strängen des Ableitungsgewebes gebildet werden.

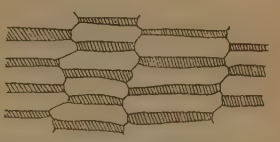


Fig. 112. Oberflächenschnitt durch ein Blatt von Gladiolus floribundus; Interzellularen schraffiert.

Ein verhältnismäßig noch einfacher Bautypus tritt uns ferner bei den Pinusarten entgegen, wo wir aber doch schon zum erstenmal Armpalisadenzellen begegnen (Fig. 110 *A*). Was den Bau und die Anordnung der mit Wandeinfaltungen versehenen, tafelförmigen Assimilationszellen betrifft, so wurde hierüber bereits im vorigen Kapitel das Nötige mitgeteilt. Hier ist mit Rücksicht auf das zweite Bauprinzip nur noch hinzuzusetzen, daß das Assimilationsgewebe

aus sehr scharf differenzierten Querlamellen besteht, die von je einer Zellage gebildet werden, sich stellenweise berühren, im übrigen aber durch Luftspalten voneinander getrennt sind. Es geht hieraus aufs deutlichste hervor, daß die Assimilationsprodukte jeder einzelnen assimilierenden Gewebslamelle direkt in die Parenchymscheide und das Leitparenchym des Zentralzylinders hinüberwandern. — Die gleiche querlamellöse Anordnung des Assimilationssystems finden wir auch bei verschiedenen anderen Coniferen, bei Abiesarten, Thuja plicata, Cryptomeria elegans (Fig. 116 *C*) u. a.

Ein namentlich bei den Monokotylen verbreiteter Typus dieses Systems wird bereits durch das Auftreten von Palisadengewebe gekennzeichnet, unter dem sich das Ableitungsgewebe ausbreitet, ohne zu den Gefäßbündeln Beziehungen zu zeigen. Hierher gehören z. B. die Blätter und Stengel der Alliumarten, Ornithogalum, Asphodelus usw. Auch bei diesem Typus treten im Assimilationsgewebe zahlreiche Querspalten auf, die mit Luft erfüllt sind und die Auswanderung der Assimilationsprodukte aus den betreffenden Organen im Palisadengewebe unmöglich machen; d. h. die Assimilationsprodukte können nicht etwa vom Ort ihrer Entstehung aus, die Palisadenzellen quer durchsetzend, direkt der Blattbasis zuströmen; schon der anatomische Bau des Mesophylls zwingt sie, eine zur Oberfläche des Organs rechtwinklige Richtung einzuschlagen, die Palisadenzellen der Länge nach zu durchströmen und so das assimilierende Gewebe auf kürzestem Wege zu verlassen.

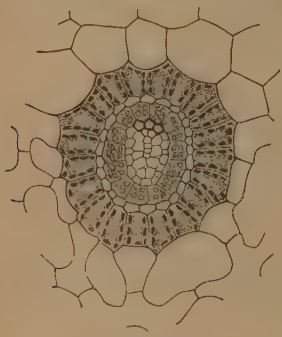


Fig. 113. Querschnitt durch ein kleines Gefäßbündel des Laubblattes von Papyrus cicuta; das Bündel ist von drei Scheiden umgeben; einer inneren Chlorophyllscheide, der prosenchymatischen Schutzscheide und einer äußeren Chlorophyllscheide, deren radial gestreckte Zellen das Assimilationsgewebe des Blattes bilden.

Diesem Typus schließt sich auf das engste ein ganz ähnlich konstruierter Typus an, der gleichfalls ein Palisadengewebe besitzt, und dessen Ableitungsgewebe als gemeinschaftliche Parenchymscheide eines Gefäßbündelkreises (oder auch eines Bastringes) ausgebildet ist. Dies ist der Typus der stielrunden oder prismatischen Stengelorgane, wie z. B. der Zweige von Spartium junceum, Genista bracteolata, Tunica Saxifraga, Asparagus usw.

Bei Monokotylen und Dikotylen begegnet man nicht selten einem Typus, bei welchem die schlauchförmig gestreckten Assimilationszellen mehr oder minder radienförmig oder in langgezogenen Kurven den ableitenden Gefäßbündelscheiden, beziehungsweise dem Leitparenchym der Blattnerven zustreben. Auch bei diesem Typus zeigt eine größere oder geringere Anzahl von Zellen die palisadenartige Anordnung. Am vollkommensten ist der »Kranztypus«, wie man ihn nennen kann, bei verschiedenen Cyperusarten ausgebildet, wo jedes Gefäßbündel von einem Kranze radialgestreckter Assimilationszellen umgeben ist (Fig. 113). Die Stoffableitung findet wahrscheinlich in einer chlorophyllhaltigen Parenchymscheide statt, die innerhalb der prosenchymatischen Schutzscheide

gelegen ist. Auch bei verschiedenen Gramineen (z. B. Saccharum officinarum, Spartina cynosuroides), besonders Wüstengräsern (Pennisetum dichotomum, Cynodon Dactylon, Panicum turgidum [Fig. 114], Andropogon hirtus und foveolatus, Danthonia Forskalii nach Volkens) ist dieser Typus zuweilen sehr schön ausgeprägt. Als Ableitungsgewebe fungieren hier die Leitparenchymscheiden der Gefäßbündel, die aber gleichfalls zahlreiche Chlorophyllkörner, noch dazu oft von bedeutender Größe und auffallend intensiver Färbung, enthalten. Ob es sich dabei nur um eine Verstärkung des Chlorophyllapparates der Pflanze handelt, oder ob eine noch unbekannte Arbeitsteilung zwischen den Chloroplasten der Kranz- und jenen der Scheidenzellen dabei im Spiele ist, bleibt dahingestellt.

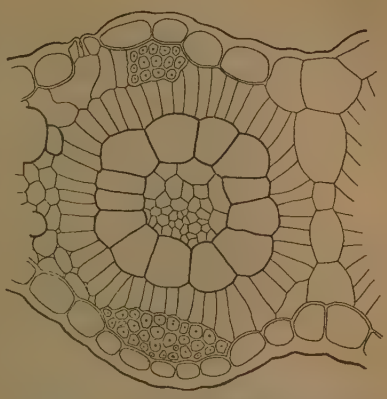


Fig. 114. Teil eines Blattquerschnittes von Panicum turgidum; das Assimilationssystem ist nach dem Kranztypus angeordnet. (Nach Volkens.)

Drittes System: Die Assimilationsprodukte wandern aus dem Assimilationsgewebe zunächst in ein »Zuleitungsgewebe«, und dieses erst führt sie den Bahnen des Ableitungsgewebes zu. Dieses am rationellsten konstruierte System umfaßt nur zwei Typen, die sich dadurch unterscheiden, daß in dem einen das Ableitungsgewebe (die Leitbündel) parallel verlaufende Längsstränge bildet, in dem anderen dagegen ein dichtes Netzwerk vorstellt. Dementsprechend besteht das Zuleitungsgewebe des ersteren Typus aus quergestreckten, das des letzteren aus vielarmigen Zellen. Das Assimilationsgewebe ist in beiden Fällen palisadenförmig ausgebildet. Die eine Konstruktionsform gelangt in den Blättern der meisten Gräser, Carices und mancher Cyperusarten, ferner bei einigen Liliaceen, den Cycadeen und in den Nadeln von Taxus baccata zur Anwendung. Die andere dagegen repräsentiert den eigentlichen Dikotylentypus, zu dem auch die meisten Farne gehören.

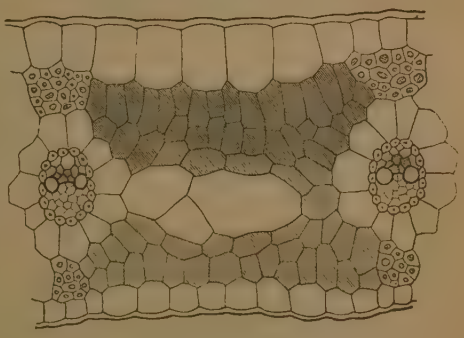


Fig. 115. Querschnitt durch ein Hochblatt von Cyperus alternifolius. Vergr. 300.

Als ein typisches Beispiel des »Glumaceentypus« sei hier der anatomische Bau des Hochblattes von Cyperus alternifolius beschrieben (Fig. 115). Zwischen den Gurtungen der I-förmigen Bastträger treten als Füllungen die Gefäßbündel mit ihren großen farblosen Parenchymscheiden auf. Ober- und unterhalb der zwischen den Trägern verlaufenden Luftkanäle befindet sich das Assimilations-

system. Es besteht auf der Blattoberseite aus einer Palisadenschicht, deren Zellen auf dem Blattquerschnitt in fast lückenlosem Zusammenhange stehen, auf dem radialen Längsschnitt dagegen meist durch mehr oder minder breite Interzellularspalten voneinander getrennt werden. Die seitlich, in der Nachbarschaft der Parenchymscheiden, gelegenen Palisaden krümmen sich mehr oder weniger deutlich gegen die ersteren zu, und die über den Luftkanälen befindlichen Palisadenzellen stehen mit quergestreckten, chlorophyllärmeren Zellen in Verbindung, welche in ununterbrochenen Querreihen den beiderseitigen Parenchymscheiden zustreben; dies ist das Zuleitungsgewebe. Auf der Blattunterseite finden wir denselben Bau des Assimilationsgewebes, nur sind die subepidermalen Zellen viel weniger deutlich oder gar nicht als Palisaden ausgebildet. Kom-

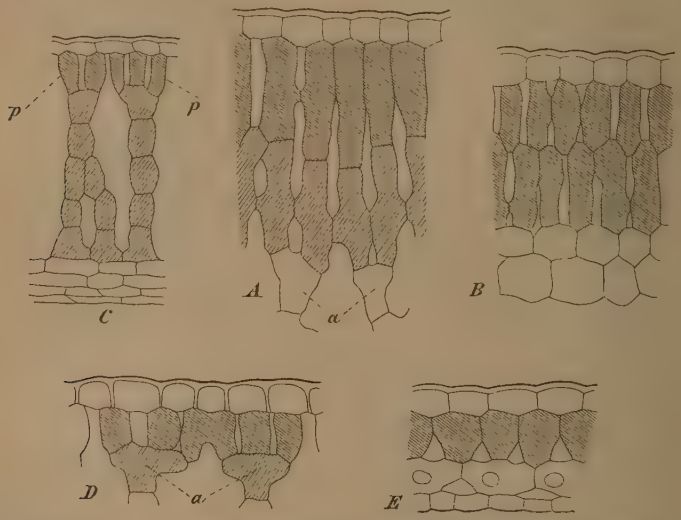


Fig. 116. Palisadengewebe. *A* von der Oberseite der Wedelspreite von Asplenium ruta muraria; *a* trichterförmige Sammelzellen. *B* Partie aus dem Blattquerschnitte von Asphodelus Villarsii. Vergr. 106. *C* assimilatorische Gewebelamellen aus dem Blatte von Cryptomeria elegans; horizontaler, durch die Mitte des Blattes geführter Längsschnitt. Vergr. 65. *D* Partie aus dem Querschnitt durch die Wedelspreite von Aspidium Sieboldi; *a* Sammelzellen. *E* Querschnitt durch die fertile Blattfiederhälfte von Asplenium Belangeri; das Mesophyll besteht nur aus zwei Zellschichten; die obere setzt sich aus Trichterzellen, die untere aus Schwammparenchymzellen zusammen.

binieren wir dieses Querschnittsbild mit der an Luftspalten so reichen Längsschnittsansicht, so sehen wir, daß dem ganzen Bau des Assimilationssystems das Prinzip zugrunde liegt, die Assimilationsprodukte auf kürzestem Wege den Hauptleitungsbahnen zuzuführen.

Der Bau des dorsiventralen Dikotylenlaubblattes ist seit den Untersuchungen von Brongniart und Treviranus in seinen allgemeinen Zügen schon oft beschrieben worden. Unter der Epidermis der Blattoberseite tritt in ein bis mehreren Zellagen das Palisadengewebe auf, das meist einen recht lockeren Bau zeigt. Fast immer macht sich die Tendenz nach einer seitlichen Isolierung der Palisadenzellen geltend, welche durch ihr Bestreben, aus der prismatischen in die zylindrische Form überzugehen, zum Ausdruck kommt. Zum

Teil beruht dies auf dem Bedürfnis der assimilierenden Zellen, direkt an Durchlüftungsräume zu grenzen. Ferner geht daraus auch hervor, daß jede einzelne Palisadenzelle von ihren seitlichen Nachbarinnen unabhängig ist. Sie empfängt von ihnen weder unverarbeitete Nährstoffe, noch liefert sie ihnen die Assimilationsprodukte ab. Einen Stoffverkehr unterhält sie nur mit jenen Geweben, denen sie mit ihren beiderseitigen Enden aufsitzt, d. h. mit der Epidermis oder dem Wassergewebe einerseits und dem Schwammparenchym oder der Leitparenchymscheide andererseits. Daß in dem Palisadengewebe von keiner Stoffleitung die Rede sein kann, deren Richtung die senkrecht zur Blattfläche orientierten Zellen quer durchsetzt, ergibt sich auch daraus, daß das Palisadengewebe an der Blattbasis genau so gebaut ist, wie an der Blattspitze, während doch die Mengen der zu- und abgeleiteten Stoffe, die den Blattquerschnitt an jenen Stellen passieren, sehr ungleich groß sind.

Die Stromrichtung der Assimilationsprodukte im Palisadengewebe ist also zweifellos dieselbe wie die Streckungsrichtung der Palisadenzellen, rechtwinklig zur Oberfläche des Organs. Es geht dies auch aus einer charakteristischen Eigentümlichkeit im Bau des Palisadengewebes hervor, die nur durch die vorstehende Annahme ihre Erklärung findet. Man beobachtet häufig, daß eine kleine Gruppe von Palisadenzellen (2—10) sich nach unten zu dicht zusammendrängt, und daß dieses Büschel einer einzigen Zelle aufsitzt, die oben trichterförmig erweitert ist (Fig. 116, 117). Auf den ersten Blick muß man sich sagen, daß es sich hier um eigentümliche Aufnahms- oder Sammelzellen handelt, welche die Assimilationsprodukte eines größeren oder kleineren Büschels von Palisadenzellen in Empfang nehmen und direkt oder indirekt den Hauptbahnen zuleiten. Ich habe diese Struktureigentümlichkeit des Assimilationssystems sehr schön bei Ficus elastica beobachtet, ferner bei Pulmonaria officinalis, Juglans regia, Elaeagnus angustifolia, Eranthis hiemalis u. a. Zuweilen sitzen die Palisadenbüschel unmittelbar den Zellen des »Zuleitungsgewebes« auf, namentlich in dünneren, einfacher gebauten Blättern.

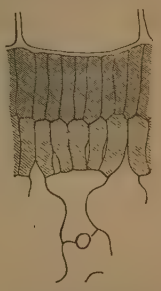


Fig. 117. Palisadenzellbüschel, einer Sammelzelle aufsitzend, aus dem Laubblatte von Ficus elastica.

Dieses Zuleitungsgewebe, das gewissermaßen ein physiologisches Mittelglied zwischen Assimilations- und Ableitungsgewebe vorstellt, besteht aus den Zellen des Schwammparenchyms. Unter der Palisadenschicht sich ausbreitend, setzt sich dieses Gewebe gewöhnlich aus mehrarmigen Zellen zusammen, die ihre Arme in horizontaler Richtung ausstrecken und so die Zuleitungsröhren darstellen, durch welche die vom Palisadengewebe herabströmenden Assimilationsprodukte nach allen Seiten hin dem vielverzweigten Netze der Ableitungsstränge zugeführt werden. Übrigens ist nicht außer acht zu lassen, daß das Schwammparenchym wegen seines Chlorophyllgehaltes, der allerdings nicht sehr bedeutend ist, zugleich als assimilierendes Gewebe fungiert und wegen seiner großmaschigen Interzellularräume auch das Durchlüftungsgewebe des Blattes vorstellt. Das Schwammparenchym repräsentiert deshalb einen jener seltenen Fälle, daß ein und dieselbe Gewebeart gleichzeitig mehreren verschiedenen Funkionen angepaßt ist.

Das Zuleitungsgewebe füllt die größeren und kleineren Maschen des Systems der ableitenden Stränge aus, die von den Parenchymscheiden der Gefäßbündel gebildet werden. Diese »Leitparenchymscheiden« sind in den zarteren Anastomosen einschichtig und bestehen aus mehr oder weniger gestreckten, chlorophyllarmen Zellen, die nicht selten mit Seitenarmen versehen sind, wahrscheinlich um den Anschluß an das Schwammparenchym zu erleichtern. Eine solche Zelle besteht dann aus einem zuleitenden und einem fortleitenden Schenkel. Bei größeren Gefäßbündeln besteht die Parenchymscheide aus mehreren Zellagen und geht allmählich unter Verlust ihres anatomischen Charakters als Gefäßbündelscheide in das sog. »Nervenparenchym« über (Fig. 118), woraus die größeren Blattnerven oder Blattrippen der Hauptsache nach bestehen; das Nervenparenchym findet seine Fortsetzung im »Grundparenchym« des Blattstieles, beziehungsweise des Stammes. So sehen wir, daß in dem Maß, als die abzuleitenden Stoffe immer reichlicher werden, auch die Querschnittsgrößen der Leitungsbahnen kontinuierlich zunehmen; ein reichverzweigtes Fluß- und Strombett bietet mit seinen zahllosen Zuflüssen ein ganz ähnliches Bild dar.

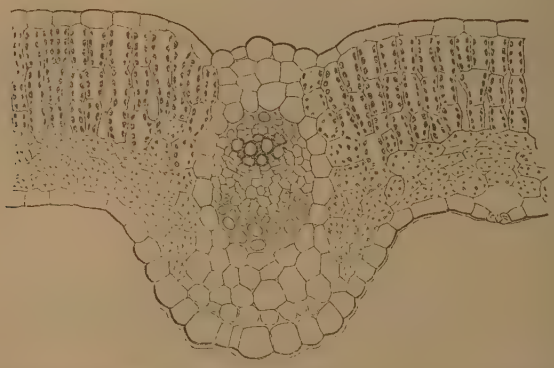


Fig. 118. Querschnitt durch eine Blattrippe II. Ordnung und durch die angrenzenden Laminarteile des Laubblattes von Raphanus sativus.

Die Verschiedenheiten in der Ausbildung des vorstehend besprochenen Typus beschränken sich hauptsächlich auf quantitative Unterschiede. Bald ist das Palisadengewebe mächtiger entwickelt, bald das Schwammparenchym, und selbst die Laubblätter einer und derselben Spezies können in dieser Hinsicht nicht unbeträchtlich variieren. Über die Ursachen dieser Variationen wird im nächsten Kapitel gesprochen werden. Als schönes Beispiel eines in ernährungsphysiologischer Hinsicht sehr vollkommen gebauten, hochdifferenzierten Organes ist das Laubblatt von Ficus elastica zu nennen, dessen Bau ich in meiner »Vergl. Anatomie des Assimilationssystems« ausführlich geschildert habe. Das Mesophyll besteht hier, abgesehen von den Leitbündeln mit ihren Scheiden, aus zwei Palisadenschichten und aus 6—10 Lagen von Schwammparenchymzellen. Außerdem tritt zwischen diesen beiden Geweben eine Lage von trichterförmigen Sammelzellen auf (Fig. 119), und unter der Epidermis der Blattunterseite lagert eine Schicht von kurzen palisadenähnlichen Zellen, die ihr Vor-

handensein dem Streben der Pflanze danken, ihr Assimilationssystem überall dort, wo es die Durchleuchtungsverhältnisse noch lohnend erscheinen lassen, in entsprechender Weise zu verstärken. So bildet diese untere Palisadenschicht, welche auch anderwärts nicht selten vorkommt, und deren Zellen gewöhnlich trichterförmig, bisweilen auch sanduhrförmig ausgebildet sind, eine bescheidene Wiederholung des Assimilationssystems der Oberseite. — Für das entgegengesetzte Extrem, die quantitative Ausbildung des Mesophylls betreffend, liefert uns die fertile Blattfiederhälfte von Asplenium Belangeri ein schönes Beispiel: von der beiderseitigen Epidermis abgesehen, besteht sie nur aus zwei Zellagen, einer Trichterzellschicht und einer Schwammzellage (Fig. 116 *E*). —

Mit einigen Worten muß noch auf die eben erwähnten trichterförmigen Assimilationszellen eingegangen werden, die bei manchen Schattenpflanzen auch auf der Blattoberseite die typischen Palisadenzellen vertreten. Sind in solchen Trichterzellen die Chloroplasten seitenwandständig, wie z. B. bei Oxalis acetosella, so besteht der Vorteil dieser Zellform darin, daß die Chlorophyllkörner nicht die bei schwacher Beleuchtung ungünstige Profilstellung, sondern eine zwischen dieser und der Flächenstellung intermediäre Lage einnehmen, also mehr Licht auffangen können. Noch günstiger gestalten sich aber, wie Noll gezeigt hat, die Beleuchtungsverhältnisse dann, wenn die Chloroplasten am Grunde der Trichterzellen gelagert sind, wie z. B. bei verschiedenen Selaginellen (Fig. 106). Die nach außen gewölbten Zellen wirken als linsenförmige Lichtkondensoren, indem die senkrecht zur Oberfläche des Blattes einfallenden Strahlen teils durch Brechung, teils durch totale Reflexion an der Trichterwand gegen die Basis der Zelle geleitet werden und die hier angesammelten Chloroplasten intensiver durchleuchten. Am vollkommensten ist diese optische Einrichtung an den gleichfalls trichterförmigen Vorkeimzellen von Schistostega osmundacea ausgebildet. Hier wirkt der grell beleuchtete Chlorophyllapparat jeder Zelle auf dunklem Hintergrunde wie ein selbstleuchtender Körper, indem das von ihm nicht absorbierte Licht, wieder ausstrahlend, die Medien des optischen Systems in umgekehrter Richtung und Brechung passiert. So erklärt Noll[12] in treffender Weise das bekannte Leuchten dieses Mooses.

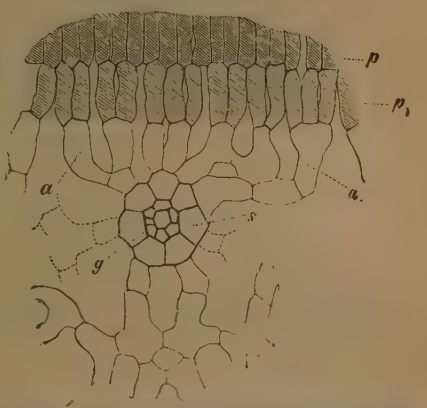


Fig. 119. Partie aus dem Blattquerschnitte von Ficus elastica. p, p_1 die beiden Palisadenschichten. *a* Aufnahms- oder Sammelzellen. *g* zartes Gefäßbündel, bloß aus Tracheiden bestehend. *s* Parenchymscheide. Vergr. 230.

Während die von den Trichterzellen vertretene Abweichung der typischen Gestalt der Palisadenzellen mit den Beleuchtungsverhältnissen zusammenhängt, sind andere Abweichungen von der gewöhnlichen Form und Orientierung der Palisaden von der Stoffleitung abhängig, oder das Ergebnis gewisser entwickelungsmechanischer Vorgänge, deren funktionelle Bedeutung, wenn sie überhaupt eine solche besitzen, einstweilen noch unaufgeklärt ist. So kommt es sehr

häufig vor, daß bei lockerem Bau des Palisadengewebes einzelne Palisaden, um den Anschluß an eine mehr seitlich gelegene Sammelzelle zu erreichen, entsprechend gekrümmt oder schief orientiert sind. Das gleiche tritt nicht selten unter Wasser aufsaugenden oder ausscheidenden Haargebilden auf. Dagegen ist die zuerst von Pick beobachtete Schiefstellung sämtlicher Palisadenzellen eines Blattes oder assimilierenden Stengels in der Regel weder auf Stoffleitungsvorgänge noch auf Beleuchtungsverhältnisse zurückzuführen. Pick hat zwar diese Schiefstellung, die er hauptsächlich an vertikal stehenden Assimilationsorganen beobachtet hat, für eine zweckentsprechende Orientierung der Palisadenzellen zum schief einfallenden Lichte gehalten und al direkte Anpassung an die Beleuchtungseinrichtung bezeichnet; doch hat berits Heinricher gezeigt, daß diese Auffassung unmöglich allgemein richtig sin kann. In ein und demselben Blatt ist nämlich die Schiefstellung der Palisaden nicht selten eine verschieden starke; so beträgt z. B. bei Isolepsis australis die Abweichung von der senkrechten Stellung unter den subepidermalen Basbündeln 40°, unmittelbar unter der Epidermis dagegen nur 14°. Auch macht sich häufig eine größere Verschiebung an den Blattunterseiten bemerkbar; bei Asperula longiflora betrug sie auf der Blattoberseite nur 5°, an der Unterseite dagegen 20°. Ferner wurde von Heinricher darauf hingewiesen, daß in den überhängenden Blättern von Isolepis australis (nach meinen Beobachtungen auch bei anderen Pflanzen) die Aufrichtung der Palisaden in allen Blatteilen die gleiche, gegen die Spitze gekehrte ist. In dem überhängenden Teile des Blattes befinden sich also die schiefgestellten Palisadenzellen in einer Lage, die der von Picks Erklärungsprinzip geforderten gerade entgegengesetzt ist. Endlich wurde von mir die Beobachtung gemacht, daß die Schiefstellung der Palisaden schon in ganz jungen Blättern oder Blatteilen vorhanden ist, welche sich noch in der Knospenlage oder unter der Erdoberfläche befinden (Dactylis glomerata, Poa annua, Ornithogalum nutans, Scilla bifolia, Allium ascalonicum, Narcissus poeticus, Fig. 120); der Einfluß des Lichtes ist hier also von vornherein ausgeschlossen.

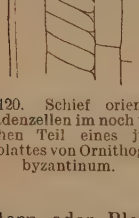


Fig. 120. Schief orientierte Palisadenzellen im noch unterirdischen Teil eines jungen Laubblattes von Ornithogalum byzantinum.

Es kann sonach keinem Zweifel unterliegen, daß die Schiefstellung der Palisadenzellen, wie auch die von Burns bei Stylidium, von Renner bei Hakea beobachtete schiefe Lagerung der Epidermiszellen der Blätter entwickelungsmechanisch auf Verschiebungen beruht, die eine Folge ungleichen Streckungswachstums der Blattgewebe sind. Damit ist nicht ausgeschlossen, daß in einzelnen Fällen die Schiefstellung der Palisadenzellen, ohne durch die Lichtrichtung verursacht zu sein, doch zu ihr in Beziehung steht, indem sie eine bessere Durchleuchtung des Assimilationsgewebes ermöglicht.

2. Experimentelle Beobachtungen über die Auswanderung der Kohlehydrate aus dem Assimilationssystem[13]).

Die Leitungsbahnen, welche die im Assimilationssystem erzeugten Kohlehydrate bei ihrer Auswanderung aus den Laubblättern einschlagen, sind von

mir auf vergleichend-anatomischem Wege erschlossen worden. Auf diese Weise wurde das Prinzip der Stoffableitung auf möglichst kurzem Wege ermittelt, wonach in einem typisch gebauten dikotylen Laubblatte die Assimilationsprodukte aus dem Palisadengewebe durch Vermittelung der Sammelzellen in das Schwammparenchym entleert werden, das sie dann als Zuleitungsgewebe den Parenchymscheiden der Gefäßbündel, beziehungsweise dem Leitparenchym der Blattrippen zuführt: das netzförmig angeordnete Leitparenchym stellt demnach das eigentliche Ableitungsgewebe vor. — Obgleich in diesem Falle bereits die vergleichend-anatomische Methode vollkommen beweiskräftig ist, da sie den Nachweis gestattet, daß die Ableitung der Assimilationsprodukte, zufolge des jeweiligen anatomischen Baues des Organes, nur in ganz bestimmten Bahnen erfolgen kann, so war es doch eine sehr erwünschte Bestätigung meiner Folgerungen, daß andere Forscher auf Grund experimenteller Beobachtungen zu gleichen Ergebnissen in bezug auf die Leitungsbahnen der Kohlehydrate in den Laubblättern gelangt sind.

Was zunächst die rasche Entleerung des spezifischen Assimilationsparenchyms, des Palisadengewebes betrifft, so hat Sachs darauf hingewiesen, daß durch Kochen in Alkohol entfärbte und dann mit Jodlösung behandelte Blätter, »welche noch nicht das Maximum von Stärke enthalten, oder bereits einen Teil derselben verloren haben, auf der Oberseite nur schwärzlich oder braun erscheinen, während die Unterseite des Gewebes kohlschwarz oder selbst metallisch glänzend ist«. Aus dieser Beobachtungstatsache ist natürlich nicht zu folgern, daß das Palisadengewebe der Blattoberseite weniger kräftig assimiliert als das Schwammparenchym der Unterseite, sondern daß die Assimilate aus ersterem viel rascher auswandern, als aus letzterem. Die in den Chlorophyllkörnern enthaltenen Stärkemengen sind eben nur ein Rest oder Überschuß, der zurückbleibt, wenn durch die Assimilation mehr Kohlehydrate gebildet als in derselben Zeit fortgeführt werden. Eine ungemein rasche Entleerung der Assimilationszellen habe ich auch beim Kranztypus beobachtet. Ein zu Buitenzorg (auf Java) unmittelbar nach Sonnenaufgang gepflücktes Blatt von Saccharum officinarum enthielt weder in den radienförmig angeordneten und gestreckten Assimilationszellen, noch in den chlorophyllreichen Parenchymscheiden der Gefäßbündel Stärke. Die Assimilationsprodukte waren nachts über vollständig ausgewandert. Ein nach sonnigem Vormittag um 3 Uhr nachmittags kurz vor Eintritt des gewöhnlichen Gewitterregens gepflücktes Blatt enthielt in den gestreckten Assimilationszellen wieder keine Stärke, dagegen trat in den Chlorophyllkörnern der Parenchymscheide äußerst reichlich feinkörnige Stärke auf. Aus den spezifischen Assimilationszellen ist also die Auswanderung der Assimilate so rasch erfolgt, daß trotz der gewiß sehr lebhaften Assimilation in den Chlorophyllkörnern kein Rest in Form von Stärke übrigblieb.

In einem nach kräftiger Assimilation mit einem beträchtlichen Überschuß von Stärke beladenen Laubblatte wird also zuerst das spezifische Assimilationsgewebe entleert; dann kommt das Schwammparenchym an die Reihe, so daß, wenn die Auswanderung bei aufgehobener Assimilation (in verdunkelten Blättern) eine Zeitlang fortgedauert hat, nur mehr das Leitparenchym des Gefäßbündelnetzes »Wanderstärke« enthält. Die Jodprobe läßt jetzt ein blauschwarzes Netz auf gelbem Grund erscheinen. Später werden dann auch die Leitparenchym-

scheiden entleert; zuerst die der kleineren Bündel, sodann die der stärkeren Stränge; das Verschwinden der Stärke schreitet dabei gegen die Basis des Blattes zu fort. Besonders deutlich läßt sich dieser Entleerungsvorgang nach Schimper in den Blättern von Hydrocharis morsus ranae beobachten.

Bei vielen, vielleicht den meisten Pflanzen, wird das auswandernde Kohlehydrat in allen Zellen, die es passiert, zeitweilig wieder in Stärke verwandelt. Dies eben ist die sog. »Wanderstärke«, die bereits in den tieferen Schichten des Palisadengewebes, noch reichlicher natürlich im Schwammparenchym, am reichlichsten aber und längsten im Leitparenchym zu beobachten ist. Bei verschiedenen Pflanzen dagegen erscheint das auswandernde Kohlehydrat entweder schon im Assimilationsgewebe (Alliumarten) oder wenigstens in den Leitparenchymscheiden der Gefäßbündel (Impatiens parviflora nach Schimper), nur in gelöster Form, als Zucker.

Die Auflösung des im Assimilationssystem angehäuften Stärkeüberschusses erfolgt nach den eingehenden Untersuchungen von Brown und Morris, gleichwie in den Speichergeweben, durch Diastase.

IV. Die Abhängigkeit der Anordnung und Ausbildung des Assimilationssystems vom Lichte[14]).

Die Produktion organischer Substanz aus Kohlensäure und Wasser findet nur im Lichte statt, und wenn auch hinsichtlich dieser Assimilationsbedingung die Ansprüche der verschiedenen Pflanzenarten verschieden sind, wenn sich auch manche Schattenpflanzen mit recht schwachen Lichtintensitäten begnügen, so säumt doch keine Pflanze, ihr Assimilationssystem dort anzubringen, wo es den günstigsten Durchleuchtungsbedingungen ausgesetzt ist. So kommt es, daß die Intensität der Beleuchtung für die topographische Anordnung des Assimilationssystems von maßgebendster Bedeutung wird: das Assimilationssystem, mag es was immer für einem Typus angehören, strebt nach einer möglichst peripherischen Lagerung. Am deutlichsten zeigt sich dies an jenen zylindrischen oder prismatischen Assimilationsorganen, in denen zugleich ein voluminöses Wassergewebe entwickelt ist, und die keine scharf ausgeprägte Licht- und Schattenseite erkennen lassen. Doch auch in flach ausgebreiteten Lauborganen, seien es typische Laubblätter, Phyllodien oder Cladodien, die in bezug auf Durchleuchtung die denkbar günstigste Form besitzen, sind die Intensitätsunterschiede im Inneren meistens noch groß genug, um die topographische Anordnung des eigentlichen Assimilationsparenchyms, speziell des Palisadengewebes, zu beeinflussen. In vielen mehr oder minder aufrechten Laubblättern, die beiderseits ungefähr gleich stark beleuchtet werden, sind die Durchleuchtungsverhältnisse so günstige, daß das Mesophyll in seiner ganzen Mächtigkeit, von einer Epidermis zur anderen, aus schlauchförmig gestreckten Assimilationszellen, bzw. aus Palisadengewebe besteht, oder daß nur in der Mitte eine einzige Lage von Zuleitungszellen entwickelt ist. Von Heinricher wurden derart gebaute, isolaterale Laubblätter z. B. bei Scabiosa ucrainica (Fig. 121), Moricandia arvensis, Chelone Torreyi, Turgenia latifolia u. a. beobachtet. In anderen gleichfalls isolateral gebauten Laubblättern ist das Schwammparenchym mächtiger ausgebildet;

dann nimmt es die Mitte des Blattes ein, während das Palisadengewebe peripher gelagert und beiderseits annähernd gleich stark entwickelt ist.

Noch deutlicher tritt uns die von der Lichtintensität abhängige Anordnung des spezifischen Assimilationsgewebes im typischen dorsiventralen Laubblatt entgegen, welches sich senkrecht zur Richtung des einfallenden stärksten zerstreuten Lichtes stellt, und dementsprechend auch eine Lichtseite und eine Schattenseite besitzt. Erstere ist in den meisten Fällen mit der morphologischen Oberseite des Blattes identisch; doch kommt es auch vor, daß durch Drehung des Blattstieles oder der Blattbasis die morphologische Unterseite des Blattes zur Lichtseite wird (Allium ursinum, Alstroemeria, Gynerium argenteum und andere Gräser). Solche dorsiventrale Blätter bringen ihr spezifisches Assimilationsgewebe gewöhnlich nur auf der Lichtseite zur Ausbildung. Ausnahmsweise werden auch auf der Schattenseite Palisaden entwickelt (z. B. bei Corylus Avellana, Caccinia strigosa, Galium purpureum, Nigella damascena), woraus hervorgeht, daß die Palisadenzellform nicht immer an hohe Lichtintensitäten gebunden ist. In solchen Fällen zieht es die Pflanze vor, statt das Palisadengewebe der Blattoberseite im Innern des Blattes um eine Zellage zu verstärken, eine solche unmittelbar unter der Epidermis der Blattunterseite auszubilden; offenbar deshalb, weil unter den gegebenen Verhältnissen auf der Blattunterseite eine bessere Durchleuchtung erzielt wird, als im Inneren des Blattes.

Fig. 121. Teil eines Querschnittes durch ein isolaterales Laubblatt von Scabiosa ucrainica. (Nach Heinricher.)

Wir gehen nun zu dem Einfluß über, den das Licht auf die histologische Ausbildung des Assimilationssystems ausübt. Da der Lichtgenuß, der dem einzelnen Individuum und noch mehr dem einzelnen Assimilationsorgan zuteil wird, in hohem Maße von den Standortsverhältnissen und von der Stellung des Organs im Sproßsystem abhängig ist, und hinsichtlich der Intensität des Lichtes innerhalb weiter Grenzen schwanken kann, so ist es begreiflich, daß die meisten Pflanzen in bezug auf die Ausbildung ihres Assimilationsgewebes eine mehr oder minder große Plastizität besitzen, daß sie imstande sind, die Ausbildung ihres Assimilationssystems in selbstregulatorischer Weise den gegebenen Lichtintensitäten anzupassen. Dies geschieht in der Weise, daß dem Lichte selbst ein unmittel-

barer Einfluß auf die Ausbildung des Assimilationssystems eingeräumt wird, so zwar, daß eine größere Lichtintensität, die eine energischere Assimilationstätigkeit gewährleistet, eine reichlichere Ausbildung des Assimilationssystems zur Folge hat. Wenn, wie dies bei den meisten höher entwickelten Pflanzen der Fall ist, das spezifische Assimilationsparenchym als Palisadengewebe auftritt, so begünstigt also eine stärkere Lichtintensität die qualitative und quantitative Ausbildung dieses Gewebes; die einzelnen Palisaden werden länger, und auch die Anzahl der Zellagen nimmt manchmal zu.

Von Stahl, der uns als Erster die Unterschiede im anatomischen Bau der Sonnen- und Schattenblätter kennen gelehrt hat, wurden diese dem direkten Lichteinflusse zugeschrieben. In der Tat gibt es Pflanzen (Lactuca Scariola, Iris Pseudacorus u. a.), bei denen die Ausbildung von Palisadengewebe nur bei intensiver Beleuchtung stattfindet; in den Schattenblättern fehlt dieses Gewebe gänzlich. Zweifelsohne ist auch bei diesen Pflanzen eine erbliche Disposition zur Bildung von Palisadengewebe vorhanden, allein damit diese Anlage zur Entfaltung komme, ist ein sehr starker Lichtreiz notwendig, während bei anderen Pflanzen weit geringere Lichtintensitäten genügen, um die zur Ausbildung von Palisadenzellen führenden Entwickelungsvorgänge auszulösen. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle ist aber zur Entfaltung der Palisadenzellanlage ein Lichtreiz völlig überflüssig, das Palisadengewebe entsteht schon im Dunkeln, solange das Blatt sich noch in der Knospenlage befindet, und der Einfluß des Lichtes besteht höchstens darin, daß es die quantitative Ausbildung dieses Gewebes fördert.

Hierher gehören vor allem strauch- und baumartige Gewächse. So sind z. B. bei Fagus silvatica im Sonnenblatt auf der Oberseite 2—3, auf der Unterseite eine Lage von Palisadenzellen vorhanden, während das Schattenblatt bloß auf der Oberseite eine niedere Palisadenzellage besitzt. Das Schwammparenchym besteht in beiden Blättern aus 2—3 Zellagen. Infolge der reichlicheren Ausbildung des Palisadengewebes ist das Sonnenblatt im Maximum dreimal so dick als das Schattenblatt. Bei Acer pseudoplatanus besitzt das Sonnenblatt eine Lage sehr hoher Palisadenzellen, die büschelweise den meist trichterförmigen Sammelzellen aufsitzen. Im Schattenblatt sind die Palisadenzellen nur halbmal so hoch, als im Sonnenblatte, die Sammelzellen fehlen. Das Schwammparenchym besteht in beiden Blättern aus zwei Zellagen (Fig. 122).

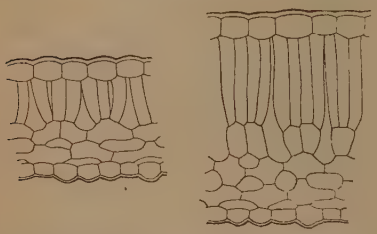


Fig. 122. Querschnitte durch ein Schattenblatt (links) und ein Sonnenblatt (rechts) von der Acer pseudoplatanus.

Von de Bois und namentlich Nordhausen ist auch experimentell gezeigt worden, daß die erwähnten Unterschiede im Bau der Sonnen- und Schattenblätter schon in der Knospenlage, unabhängig von der Beleuchtung, zur Ausbildung gelangen[15]). Ebenso zeigen nach Schramm die Primärblätter der Keimpflanzen von Fagus, Acer, Carpinus, Tilia auch bei heller Beleuchtung mehr oder weniger den anatomischen Bau von Schattenblättern und das gleiche gilt nach Nordhausen für die ersten Blätter jedes Sprosses der älteren Bäume.

Das ist ökologisch ohne weiteres verständlich, da die genannten Blätter unter natürlichen Verhältnissen in mehr oder minder tiefem Schatten assimilieren, in dem der ungenügenden Durchleuchtung halber ein mächtiger ausgebildetes Palisadengewebe dem Prinzip der Materialersparnis widersprechen würde. Allein auch diese Blätter haben ihre Plastizität nicht völlig eingebüßt, da ihr Palisadengewebe durch direkte Insolation in seiner Ausbildung immerhin etwas gefördert wird.

Auf einen solchen direkten Einfluß des Lichtes ist es auch zurückzuführen, wenn die Blätter der Alpenpflanzen, wie Bonnier und namentlich Wagner gezeigt haben, in höheren Regionen ein stärker ausgebildetes Palisadengewebe besitzen, als in tieferen Lagen. Es ist ja bekannt, daß im Gebirge mit zunehmender Höhe auch die Lichtintensität beträchtlich zunimmt[16]).

Eine auffallend geringe Plastizität des Assimilationssystems macht sich, wie Stahl hervorhebt, besonders im Bau von wintergrünen Laubblättern geltend. So sind in den Schattenblättern von Vaccinium vitis idaea immer noch drei Zellschichten zu Palisadenzellen entwickelt; ebenso besitzen die Blätter von Ilex aquifolium, Vinca minor, Pirolaarten selbst an sehr schattigen Orten immer noch ein verhältnismäßig kräftig entwickeltes Palisadenparenchym. Hierher gehört auch Buxus sempervirens, dessen Schattenblätter sich weder in ihrer Gesamtdicke noch in der Ausbildung ihres Palisadengewebes von den Sonnenblättern unterscheiden lassen. Da auch sonst zahlreiche Schattenpflanzen typisches Palisadengewebe aufweisen, so darf aus der zuerst von Stahl festgestellten Förderung der Ausbildung dieses Gewebes durch höhere Lichtintensitäten nicht geschlossen werden, daß die Palisadenzellen jene Zellform des Assimilationsparenchyms repräsentieren, welche starken Lichtintensitäten besonders angepaßt ist. Ebensowenig darf daraus gefolgert werden, daß Form und Orientierung der Palisadenzellen in erster Linie mit der Richtung der einfallenden Lichtstrahlen in Zusammenhang stehen[17]).

V. Das Assimilationssystem der Moose und Algen.

Obgleich auch das Assimilationssystem der Moose und Algen die beiden Bauprinzipien der Oberflächenvergrößerung und der Stoffableitung auf möglichst kurzem Wege in mancherlei Abstufungen deutlich erkennen läßt, so erscheint es doch verschiedener Besonderheiten halber angezeigt, dasselbe in einem eigenen Kapitel zu besprechen.

Fig. 123. Querschnitt durch einen Marchantiathallus. *sp* Atemöffnung. *chl* Chlorophyllzellen. (Nach Sachs.)

Bei den frondosen Lebermoosen ist namentlich der Thallus der Marchantiaceen mit einem wohldifferenzierten Assimilationssystem versehen (Fig. 123). Unter der Epidermis der Thallusoberseite, die eine rautenförmige Felderung zeigt, treten die sogenannten Luftkammern auf, die durch einschichtige Wände voneinander getrennt sind; diese

entsprechen den Grenzen der rautenförmigen Areolen. Über jeder Luftkammer ist die Epidermis durch eine weite, kreisförmige Atemöffnung unterbrochen. Dem Boden der Luftkammer entsprießen algenähnliche, verzweigte Zellfäden, welche gegen die Epidermis zu wachsen, zahlreiche Chlorophyllkörner enthalten und das Assimilationssystem des Thallus vorstellen. Die untersten Zellen dieser verzweigten Zellfäden sind als trichterförmige Sammelzellen entwickelt. Durch ihre Vermittelung leitet jeder Faden seine Assimilationsprodukte in das darunter liegende farblose Parenchym ab. Die Gesamtheit der Fäden kann also in bezug auf die Richtung der Stoffleitung ohne weiteres mit Palisadengewebe verglichen werden, dem es bei an der Sonne entwickelten Exemplaren von Marchantia polymorpha nach Stahl auch äußerlich ähnelt. Die einzelnen Zellen der Fäden sind nämlich palisadenförmig gestreckt und ungefähr senkrecht zur Oberfläche des Thallus gerichtet.

Die Laubblätter der foliosen Lebermoose sowie der meisten Laubmoose befinden sich in bezug auf die Ausbildung ihres Assimilationsgewebes auf einer sehr niedrigen Stufe. Es besteht in den meisten Fällen aus einer einzigen Zellschicht und dient zugleich als Ableitungsgewebe. Dementsprechend sind die Zellen häufig in der Längsrichtung des Blattes gestreckt oder auch in schief abwärts zur Mittelrippe verlaufenden Kurven angeordnet: die Assimilationsprodukte sollen wenigstens teilweise der Blattmitte zugeführt und von dort abgeleitet werden. Bei Polytrichum tritt das Assimilationsgewebe in Form von senkrecht zur Blattfläche gestellten Längslamellen auf, die aus einer einzigen Zellschicht bestehen und mit ziemlich breiten Luftspalten abwechseln. Der Bautypus des Assimilationssystems ist hier im wesentlichen derselbe, wie in einem Sempervivumblatt. Bei den Gattungen Aloina und Crossidium sitzen der breiten Mittelrippe in der oberen Blatthälfte chlorophyllreiche, dichotomisch verzweigte Zellfäden auf, die bei Aloina von den sich umschlagenden einschichtigen, chlorophyllarmen Spreitenhälften wie von einer schützenden Epidermis überdacht werden. So bietet der Blattquerschnitt ein ähnliches Bild dar, wie ein Querschnitt durch eine Luftkammer von Marchantia.

Auf einer weit höheren Ausbildungsstufe steht das Assimilationssystem vieler Laubmoossporogonien[18]), das zum Teil in der Kapselwand, zum Teil im Kapselhals entwickelt ist. Dieser letztere ist, sowie auch die »Apophyse« der Splachnaceen, nichts anderes als das obere Ende der Seta, das gleich einem Schachtelhalm- oder Spartiumzweige der Assimilationstätigkeit angepaßt wurde. Bei Funaria hygrometrica (Fig. 124) besitzt die Kapselwand (nach meinen Untersuchungen) zwei Lagen assimilierender Zellen. Die äußere Schicht besteht aus meist typisch entwickelten Trichterzellen, die untere aus mehr oder minder gestreckten Schwammparenchymzellen. An letztere setzen sich die den Luftraum durchquerenden Zellfäden an, die andererseits mit dem äußeren Sporensack in Verbindung stehen und die Assimilate der sich entwickelnden Sporenschicht zuleiten. In dem mächtig entwickelten Kapselhals ist das Assimilationssystem als typisches Palisadengewebe entwickelt; es bildet einen 3—5schichtigen Mantel um das keulig erweiterte, parenchymatische Ende des Leitbündels der Seta. Über dem Leitbündelende liegt Schwammparenchym, woran sich das mit der Columella in Verbindung stehende Zellfadenbündel anschließt. Die Ableitung der vom Palisadengewebe des Halses erzeugten Assimilate erfolgt voraussichtlich

unter Vermittelung des farblosen Parenchyms des Leitbündelendes, des darüber gelagerten Schwammparenchyms und des oben erwähnten Fadenbündels. Die Sporenschicht wird so von zwei Seiten her mit Assimilationsprodukten versorgt: durch den äußeren Sporensack empfängt sie die Assimilate der Kapselwand, durch den inneren Sporensack dagegen jene des Kapselhalses.

Die große Leistungsfähigkeit des Assimilationssystems der Funariakapsel läßt sich schon daraus erschließen, daß der Gehalt der ausgewachsenen, noch grünen Kapsel an Chlorophyllfarbstoff ungefähr ebenso groß ist, wie jener von etwa 14 Laubblättern des Stämmchens. Da letzteres durchschnittlich nur 7 bis 10 Laubblätter trägt, so ist der Chlorophyllgehalt der grünen Kapsel ungefähr 1,6 mal so groß, wie jener eines beblätterten Stämmchens. Auch durch Kulturversuche, wobei junge Sporogonien abgeschnitten in eine Nährstofflösung gebracht wurden, die bloß anorganische Stoffe enthielt, habe ich die Leistungsfähigkeit ihres Assimilationsgewebes nachgewiesen. Bei einem dieser Versuche wurden 10 Sporogonien, in denen die Urmutterzellen der Sporen sich erst zu differenzieren begannen, drei Wochen lang kultiviert und in vollkommen reifem Zustande mit normal ausgebildeten Sporen geerntet. Sie hatten ihr Trockengewicht auf das 2,5 fache des anfänglichen Trockengewichtes erhöht. So wie bei Funaria reicht auch bei verschiedenen anderen Laubmoosen die Leistungsfähigkeit des Assimilationssystems der jungen Sporogonien hin, um diese betreffs des Verbrauchs von plastischen Baustoffen von den sie tragenden Stämmchen vollständig unabhängig zu machen.

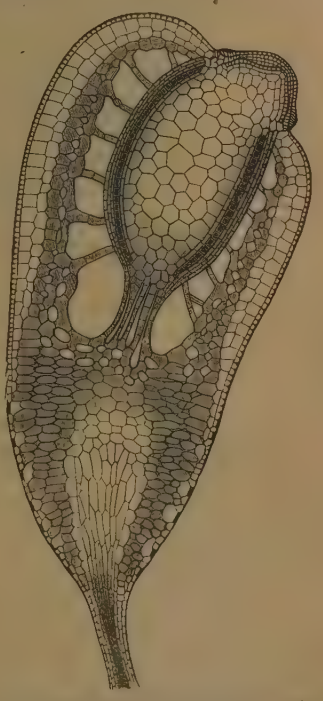


Fig. 124. Längsschnitt durch eine junge, noch grüne Kapsel von Funaria hygrometrica.

Was die Algen betrifft, so darf man natürlich nur bei den histologisch höher differenzierten Rhodophyceen und Phäophyceen ein eigenes Assimilationssystem erwarten. Es zeichnet sich zunächst durch seine periphere Lagerung aus, wobei auch die äußerste Zellschicht aus assimilierenden Zellen besteht; die Ausbildung einer besonderen Epidermis ist eben bei submersen Gewächsen in der Regel überflüssig. Das Bauprinzip der Oberflächenvergrößerung macht sich durch die so häufige Kleinheit der assimilierenden Zellen bemerklich, wodurch die Gesamtheit der von den Chromatophoren bedeckten Zellwände erheblich vermehrt wird. Doch auch das Prinzip der Stoffableitung kommt in verschiedenen Abstufungen so deutlich zur Geltung, daß es Wille[19]) gelungen ist, alle drei Bausysteme und verschiedene Bautypen, welche von mir bei den

höheren Pflanzen gefunden wurden, auch bei den Algen nachzuweisen. Er unterscheidet demnach mehrere Typen (Ulva-, Polysiphonia-, Lithodermatypus), bei denen das Assimilationssystem zugleich als Ableitungsgewebe dient, dann eine Reihe von Typen (Rhodomela, Dictyota, Ceramium, Corallina, Ahnfeltia, Odonthalia, Desmarestia, Chorda, Chordaria, Furcellaria), bei welchen die vom Assimilationssystem erzeugten Produkte direkt dem Leitungsgewebe zugeführt werden, und endlich als drittes System diejenigen Typen (Nothogenia, Rhodophyllis, Cryptosiphonia), wo zwischen dem Assimilations- und dem Leitungssystem ein eigenes Zuleitungsgewebe eingeschaltet ist. Schon bei Vertretern des zweiten Systems kann es zur Entwickelung von Palisadengewebe kommen (Odonthalia dentata). Noch größer wird aber die Ähnlichkeit mit den bei den Phanerogamen vertretenen Typen in jenen Fällen, wo die gestreckten oder ungefähr senkrecht zur Oberfläche gereihten Zellen des Assimilationssytems trichterförmigen Sammelzellen aufsitzen (Gelidium corneum, Fig. 125), oder wenn das Zuleitungsgewebe ähnliche »Stoffleitungskurven« bildet, wie sie in manchen Phanerogamen-Laubblättern zu beobachten sind (Cryptosiphonia Grayana, Callosiphonia Finisterrae).

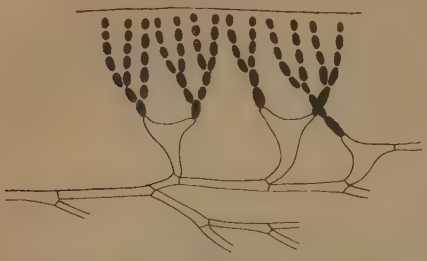


Fig. 125. Assimilationssystem von Gelidium corneum (Zellumina schwarz); darunter Sammelzellen, die mit dem Leitungssystem in Verbindung stehen. (Nach Agardh. Aus Willes Algernes physiologiske Anatomi.)

VI. Die Entwickelungsgeschichte des Assimilationssystems.

In weitaus den meisten Fällen geht das Assimilationssystem als typisches Parenchymgewebe aus dem Grundmeristem hervor. Bei Cyperus pannonicus entsteht die zwischen den subepidermalen Bastbündeln und den ihnen opponierten Mestomsträngen befindliche Palisadenzellschicht aus procambialen Zellen. Bast und Mestom gehen nämlich aus einem einheitlich angelegten Procambiumbündel hervor. Bei verschiedenen Adiantumarten, namentlich aber bei Didymochlaena sinuosa, ist das typisch ausgebildete Armpalisadengewebe protodermalen Ursprungs (Fig. 110 *C*). Es bildet die oberflächlich gelegene Zellage der Blattoberseite, welcher demnach eine Epidermis im anatomisch-physiologischen Sinne fehlt. Die etwas verdickten Außenwandungen dieser Palisadenzellen zeigen allerdings den charakteristischen Bau der äußeren Epidermiszellwände, allein es ist dies nur der anatomische Ausdruck für die Nebenfunktion dieser spezifischen Assimilationszellen als Hautgewebe. Das gleiche gilt für die Trichterzellen der Selaginellenblätter. — Bei Elodea canadensis geht das aus bloß zwei Lagen chlorophyllreicher Zellen bestehende Laubblatt bis auf die Mittelrippe aus dem Dermatogen (Protoderm) des Stammscheitels hervor. Die Mittelrippe dagegen wird, wie von mir gezeigt wurde[20]), durch wiederholte regelmäßige Teilungen einer subepidermalen Periblem- bzw. Grundmeristemzelle und ihrer Deszendenten angelegt.

Schließlich noch einige Worte über den Vorgang und den Zeitpunkt der Differenzierung des Palisadengewebes. Ersterer charakterisiert sich stets durch lebhafte radiale Teilungen der meristematischen Mutterzellen, welche gewöhnlich annähernd so hoch als breit sind. Es vollzieht sich gewissermaßen vor den Augen des Beobachters die Einschaltung der vom Prinzip der Oberflächenvergrößerung geforderten Wände; man sieht, daß die Palisadenzellen nicht nur durch einfache Streckung von isodiametrischen Meristemzellen zustande kommen, wie mehrfach behauptet wurde. Was den Zeitpunkt dieser Wandbildungen betrifft, so ist dieser, je nach der Spezies, verschieden. Bei Ficus elastica fällt der Beginn der Differenzierung des Palisadengewebes zeitlich zusammen mit den ersten Differenzierungsvorgängen im Protoderm, mit der Ausbildung der kleineren Gefäßbündel und dem mittleren Entwickelungsstadium des mechanischen Systems. Bei Caragana frutescens erfolgt die Anlage des Palisadengewebes viel früher, nämlich in der Zeit zwischen der Anlage der größeren und kleineren Gefäßbündel; ebenso bei Ephedra vulgaris, in deren Zweigen die Palisadenzellen und die subepidermalen Bastbündel fast gleichzeitig angelegt werden. In den meisten Fällen entsteht also das Palisadengewebe so frühzeitig, daß der Grad der Beleuchtung dabei keine Rolle spielen kann.

Anmerkungen.

1) M. Treub, Sur la localisation, le transport et le rôle de l'acide cyanhydrique dans le Pangium edule, Annales du Jardin bot. de Buitenzorg, Vol. XIII, 1895.

2) Fr. Schmitz, Die Chromatophoren der Algen, Verhandlungen des naturh. Vereins der pr. Rheinlande u. Westfalens, 40. Jahrg., 1881. Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Chromatophoren, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XV, 1884. N. Pringsheim, Über Lichtwirkung und Chlorophyllfunktion in der Pflanze, ebenda, Bd. XII, 1881. Arthur Meyer, Das Chlorophyllkorn in chemischer, morphologischer u. biologischer Beziehung, Leipzig 1883. A. Tschirch, Zur Morphologie der Chlorophyllkörner, Berichte der deutschen bot. Gesellsch., Bd. I, 1883. A. F. W. Schimper, Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XVI, 1885. G. Haberlandt, Die Chlorophyllkörper der Selaginellen, Flora, 1888. A. Zimmermann, Sammelreferate aus dem Gebiete der Zellenlehre, 9. Die Chromatophoren, Beihefte zum bot. Centralbl., 4. Jahrg., 1894. R. Kolkwitz, Die Wachstumsgeschichte der Chlorophyllbänder von Spirogyra, Festschrift für Schwendener, Berlin 1899. G. Haberlandt, Über die Plasmahaut der Chloroplasten in den Assimilationszellen von Selaginella Martensii Spring., Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XXIII, 1905. G. Senn, Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzen-Chromatophoren, Leipzig 1908.

3) Betreffs der großen Literatur über die Farbstoffe der Chloroplasten und der Chromatophoren überhaupt kann hier nur auf einige Sammelreferate und zusammenfassende Arbeiten hingewiesen werden: Fr. Czapek, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., XX. Jahrg., 1902, Generalversammlungsheft; Derselbe, Biochemie der Pflanzen, Bd. I, S. 449 ff., 1905; Derselbe, Die Ernährungsphysiologie der Pflanzen seit 1896, Progressus rei botanicae, Bd. I, 1906; H. Euler, Grundlagen und Ergebnisse der Pflanzenchemie, I. Teil, S. 191 ff., Braunschweig 1908; R. Willstätter und A. Stoll, Untersuchungen über Chlorophyll, Berlin 1913.

4) Th. W. Engelmann, Über Sauerstoffausscheidung von Pflanzenzellen im Mikrospektrum, Bot. Ztg., 1882; Derselbe, Farbe und Assimilation, Bot. Ztg., 1883; Derselbe, Untersuchungen über die quantitativen Beziehungen zwischen Absorption des Lichts und Assimilation in Pflanzenzellen, Bot. Ztg., 1884; Derselbe, Über experimentelle Erzeugung zweckmäßiger Änderungen der Färbung pflanzlicher Chromophylle durch farbiges Licht, Archiv für Anatomie und Physiologie, 1902. Timiriazeff, L'état actuel de nos connaissances sur la fonction chlorophyllienne; Bulletin du Congrès international de botanique à St. Pétersbourg 1884; Derselbe, The cosmical function of the green plant, Proc. of the R. Society, Vol. LXXII, 1903. E. Stahl, Zur Biologie des Chlorophylls, Jena 1909. A. Ursprung, Über die Stärkebildung im Spektrum, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., 35. Jahrgang, 1917.

5) J. Sachs, Über den Einfluß des Lichtes auf die Bildung des Amylum in den Chlorophyllkörnern bei wechselnder Beleuchtung, Bot. Ztg., 1862, S. 365; Derselbe, Über die Auflösung und Wiederbildung des Amylum in den Chlorophyllkörnern bei wechselnder Beleuchtung, ebenda, 1864, S. 289. E. Godlewski, Abhängigkeit der Stärkebildung in den Chlorophyllkörnern von dem Kohlensäuregehalt der Luft, Flora, 1873, S. 378. J. Boehm, Über die Stärkebildung in den Keimblättern der Kresse, des Rettigs und des Leins, Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wiss., Bd. LXIX, 1874; Derselbe, Über Stärkebildung aus Zucker, Bot. Ztg., 1883. Dehnecke, Über nicht assimilirende Chlorophyllkörner, Inaugural-Dissertation, Bonn 1880. A. F. W. Schimper, Untersuchungen über die Entstehung der Stärkekörner, Bot. Ztg., 1880, S. 881; Derselbe, Jahrb. f. w. Bot., Bd. XVI. G. Stock, Ein Beitrag zur Kenntniss der Proteinkrystalle, Inaugural-Dissertation (Tübingen), Breslau 1892.

6) J. Böhm, Beiträge zur näheren Kenntniss des Chlorophylls, Sitzungsber. der Wiener Akademie d. Wiss., 1856. B. Frank, Über die Veränderung der Lage der Chlorophyllkörner und des Protoplasmas in der Zelle und deren innere und äussere Ursachen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. VIII, 1872. Borodin, Über die Wirkung des Lichtes auf einige höhere Kryptogamen, Bull. d. l'Acad. imp. d. sciences de St. Pétersbourg, 1868. E. Stahl, Über den Einfluß von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche, Bot. Ztg., 1880, S. 297; Derselbe, Über den Einfluß der Lichtintensität auf Struktur und Anordnung des Assimilationsparenchyms, ebenda, 1880. A. F. W. Schimper, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XVI. G. Haberlandt, Über das Assimilationssystem, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. IV, 1886. G. Senn, Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzen-Chromatophoren, Leipzig 1908. B. Lidforss, Über kinoplasmatische Verbindungsfäden zwischen Zellkern und Chromatophoren, Lunds Univ. Arsskrift N. f., Bd. IV, 1908.

7) Von Senn (l. c. S. 265 ff.) wurde vor kurzem experimentell zu beweisen gesucht, daß die Lagerung der Chlorophyllkörner an jenen Wandungsteilen der Assimilationszellen, die an die lufterfüllten Interzellularräume grenzen, nicht auf einer anlockenden Wirkung der Kohlensäure beruht. Er übersieht dabei, daß wenn auch diese Lagerung der Chlorophyllkörner auf andere Weise bewirkt werden sollte, der Vorteil, den sie bietet, doch in der erleichterten Kohlensäureaufnahme bestehen könnte. Senn glaubt annehmen zu sollen, daß die Vorliebe der Chloroplasten für die von Luft bespülten Membranpartien durch die Transpiration bedingt wird. »Infolge der hierbei erfolgenden (unter Umständen sich bis zur Inkrustation steigernden) Anreicherung der Außenwände mit Rückständen der Transpirationsflüssigkeit — Bodensalzen und komplizierten organischen Verbindungen — werden die Chromatophoren chemotaktisch nach den transpirierenden Außenwänden gelockt.« Ich halte die Gründe, die Senn dafür beibringt, nicht für beweisend. Es wäre doch sehr sonderbar, wenn die Chlorophyllkörner die zur Assimilation nötigen »Bodensalze« erst aus den Zellwänden beziehen müßten; und welche Bedeutung die »komplizierten organischen Verbindungen«, über deren Natur Senn nichts anzugeben weiß, für die Chloroplasten haben könnten, ist gänzlich ungewiß. Doch wenn selbst die Anlockung der Chloroplasten seitens der von Luft bespülten Wandungsteile auf die von Senn angenommene Weise zustande käme, so würde daraus noch nicht folgen, daß die Bedeutung der dadurch erzielten Chloroplastenlagerung mit der Kohlensäureaufnahme nichts zu tun habe. Ein Raubtier, das durch den Geruch seiner Beute angelockt wird, sucht diese nicht der Stoffe halber auf, die den Geruch verbreiten, sondern ganz anderer Substanzen halber, die ihm zur Nahrung dienen, die aber selbst gar nicht zu duften brauchen. Übrigens hat Senn für die Chlorophyllkörner der Funariablätter die positive Chemotaxis gegenüber Kohlensäure selbst nachgewiesen (l. c. S. 103—168).

8) Fr. Knoll, Über netzartige Protoplasmadifferenzierungen u. Chloroplastenbewegung, Sitzungsber. der Akad. d. Wissensch. in Wien, Bd. CXVII, 1908.

9) H. Pick, Beiträge zur Kenntniss des assimilirenden Gewebes armlaubiger Pflanzen, Bonn 1881.

10) C. A. Weber, Über spezifische Assimilationsenergie, Arbeiten des bot. Institutes in Würzburg, herausgeg. von J. Sachs, Bd. II, S. 343. R. Willstätter und A. Stoll, Über die chemischen Einrichtungen des Assimilationsapparates, Sitzungsberichte der Akademie der Wissensch. in Berlin, 1915, S. 322 ff.

11) A. Brogniart, Recherches sur la structure et sur les fonctions des feuilles, Annal. des sciences nat., sér. 1, t. XXI, 1830. G. Haberlandt, Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XIII, 1881; Derselbe, Über das Assimilationssystem, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. IV, 1886. E. Stahl, Über den Einfluss der Lichtintensität auf Struktur und Anordnung des Assimilationsparenchyms, Bot. Ztg., 1880; Derselbe, Über den Einfluss des sonnigen und schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter, Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch., Bd. XVI, 1883. H. Pick, Über den Einfluss des Lichtes auf die Gestalt und Orientirung der Zellen des Assimilationsgewebes, Bot. Centralblatt, 1882. I. Vesque, Sur les causes et les limites des variations de structure des végétaux, Annales agronomiques, t. IX u. X, 1884. W. C. Areschoug, Der Einfluss des Klimas auf die Organisation der Pflanzen, insbesondere auf die anatomische Struktur der Blattorgane, Englers bot. Jahrb., Bd. II, 1882. E. Heinricher, Über isolateralen Blattbau mit besonderer Berücksichtigung der europäischen, speziell der deutschen Flora, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XV, 1884. F. G. Kohl, Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe, Braunschweig 1886. G. Volkens, Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste, Berlin 1887. A. Nilson, Das Assimilationssystem des Stammes, Bot. Centralblatt, Bd. XXVII, 1886. O. Eberdt, Über das Palisadenparenchym, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. VI, 1888. G. Bonnier, Etude expérimentale de l'influence du climat alpin sur la végétation et les fonctions des plantes, Bulletin de la Soc. bot. de France, t. XXXV, 1888; Derselbe, Cultures expérimentales dans les hautes altitudes, Comptes rendus, 1890. O. Loebel, Anatomie der Laubblätter, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XX, 1889. K. Leist, Über den Einfluss des alpinen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter, Mittheil. d. naturf. Gesellsch. von Bern, 1889. A. Wagner, Zur Kenntniss des Blattbaues der Alpenpflanzen und dessen biologischer Bedeutung, Sitzungsberichte der Wiener Akademie d. Wiss., Bd. CI, 1892. M. Rikli, Beiträge zur vergl. Anatomie der Cyperaceen, mit besonderer Berücksichtigung der inneren Parenchymscheide, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXVII, 1895. L. Montemartini, Intorno alla anatomia e fisiologia del tessuto assimilatore delle piante, Atti dell' Istituto botanico dell Università di Pavia, Vol. IV, 1895. B. Jönsson, Zur Kenntniss des anatomischen Baues des Blattes, Lund 1896. C. Roedler, Zur vergl. Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen, Inaugural-Dissertation, Berlin. E. Warming, Halofyt-Studier, Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skr., 6. R., Bd. VIII, 1897. S. Rywosch, Über die Palisadenzellen, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XXV, 1907. In dieser Arbeit glaubt der Verfasser, die Streckung der Palisadenzellen in erster Linie als Anpassung an die Richtung der Wasserleitung im Mesophyll deuten zu sollen. Dagegen ist zu bemerken, daß ein nennenswerter Wasserstrom aus den Gefäßbündeln und dem Schwammparenchym durch das Palisadengewebe gegen die oberseitige Epidermis des Blattes schon deshalb nicht existieren kann, weil die obere Epidermis meist spaltöffnungslos und ihre kutikulare Transpiration sehr gering ist. Wenn Rywosch findet, daß bei Asphodelus luteus die subepidermalen, chlorophyllreichen Palisadenzellen kürzer sind, als die darunterliegenden chlorophyllarmen, so hängt dies, was R. übersehen hat, einfach damit zusammen, daß die unteren Palisadenzellen nicht nur die eigenen Assimilate, sondern auch die der darüber befindlichen Palisadenzellagen abzuleiten haben. Mit der Wasserleitung haben derlei Längendifferenzen nichts zu tun.

12) Fr. Noll, Über das Leuchten von Schistostega osmundacea, Arbeiten des bot. Institutes in Würzburg, Bd. III, 1888.

13) J. Sachs, Ein Beitrag zur Kenntniss der Ernährungstätigkeit der Blätter, Arbeiten des bot. Institutes in Würzburg, Bd. III, 1888. A. F. W. Schimper, Über Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern, Bot. Ztg., 1885. H. Brown and G. Morris, Contribution to the Chemistry and Physiology of Foliage Leaves. Journal of the Chemical

Society, 1893. A. Meyer, Untersuchungen über die Stärkekörner, Jena 1895. S. Rywosch Zur Stoffwanderung im Chlorophyllgewebe, Bot. Ztg., 1908.

14) Über die Beziehungen des Lichtes zum Assimilationssystem, speziell zum Palisadengewebe vgl. die in Anmerkung 11 zitierten Arbeiten von Stahl, G. Haberlandt, Heinricher, Volkens, Pick, Eberdt, Bonnier, Leist und Wagner.

15) M. Nordhausen, Über Sonnen- und Schattenblätter, Berichte der deutsch. bot. Ges., Bd. XXI, 1903 u. Bd. XXX, 1912. De Bois, Het bepalen der gevoelige periode van den invloed van het licht op de structur der bladschijf, Hand. v. h. 5. Vlaamsch Natuur en Geneeskundig Congress, Brugge 1901. R. Schramm, Über die anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Holzpflanzen, Flora, Bd. CIV, 1912.

16) In zweiter Linie mag auch, wie Wagner hervorhebt, die verhältnismäßig nicht unbedeutende Abnahme des absoluten Kohlensäuregehaltes der Luft mit zunehmender Seehöhe, sowie die stark verkürzte Vegetationszeit die Hochgebirgspflanzen veranlassen, ihr Assimilationssystem möglichst reichlich auszubilden.

17) Während von mir die Form und Orientierung der Palisadenzellen auf die beiden Bauprinzipien der Oberflächenvergrößerung und der Stoffableitung auf möglichst kurzem Wege zurückgeführt werden, hat Stahl dieselben mit der Intensität und Richtung des einfallenden Lichtes in Zusammenhang gebracht und daraus zu erklären versucht. Indem die Chlorophyllkörner den zur Blattfläche senkrechten Wandpartien der Palisadenzellen anliegen, befinden sie sich in bezug auf das die Blattfläche senkrecht treffende Sonnen- oder intensive Tageslicht in der bei so starker Beleuchtung vorteilhaften Profilstellung. Auf der ganz unverhältnismäßig starken Ausbildung der zur Oberfläche des Organs senkrecht orientierten Wandpartien, welche eben die Profilstellung der Chlorophyllkörner ermöglichen, beruht nach Stahl die Gestalt und Orientierung der Palisadenzellen. Die Hauptgründe, welche gegen diesen Erklärungsversuch sprechen, sind folgende:

1. Unter den in der freien Natur gegebenen Verhältnissen fällt das Sonnenlicht niemals dauernd senkrecht auf die Laubblattfläche ein. Bei dem wechselnden Stand der Sonne von Morgen bis Abend werden die in fixer Lichtlage befindlichen Laubblattspreiten von den Sonnenstrahlen unter den verschiedensten Winkeln getroffen, und wenn sich das Blatt in horizontaler Lage befindet, so kann dasselbe in unseren Breiten überhaupt niemals senkrecht bestrahlt werden. In Mitteleuropa (zwischen dem 45.—55. Breitengrade) beträgt die Mittagshöhe der Sonne am 21. Juni, also der höchste Sonnenstand, welcher überhaupt erreicht wird, 58,5—68,5 Grade. Was das diffuse Tageslicht betrifft, so fällt dieses ja von vornherein unter den verschiedensten Winkeln auf die Laubblattfläche ein. Die für das Assimilationssystem wichtigsten, annähernd senkrecht auffallenden Lichtstrahlen werden aber infolge der unausbleiblichen Reflexionen, Brechungen und Absorptionen einerseits bedeutend geschwächt, und andererseits so stark zerstreut, daß schon in einer geringen Entfernung von der Epidermis von einer Profil- und Flächenstellung im gleichen Sinne, wie bei einem einschichtigen Moosblatt oder einem Farnprothallium, überhaupt nicht mehr die Rede sein kann.

2. Bei vielen Pflanzen wird auch im tiefen Schatten ein Palisadengewebe ausgebildet, welches sogar aus mehreren Zellagen bestehen kann. Besonders gilt dies für die Blätter wintergrüner Gewächse. Diesem Widerspruch sucht Stahl mit der Annahme zu begegnen, daß an die langlebigen Blätter der immergrünen Gewächse noch andere Ansprüche — größere Festigkeit, Widerstand gegen Frost — gemacht werden, die eine weitergehende Anpassung an die Beleuchtungsverhältnisse nicht gestatten. Doch ist nicht einzusehen, weshalb ein festerer Bau und Widerstandsfähigkeit gegen Frost die Anpassung an die Beleuchtungsverhältnisse beeinträchtigen sollen. Die Ausbildung von Palisadenzellen macht ja das betreffende Blatt in genannter Hinsicht nicht widerstandsfähiger. Übrigens besitzen auch bei manchen Pflanzen mit im Herbst abfallenden Blättern die Schattenblätter ein typisches Palisadengewebe (Magnolia acuminata, Tropaeolum majus, Chelidonium majus nach Eberdt).

3. In Palisadenzellen mit seitlichem Anschluß an die untere Zellage sind die Querwände auch dann stets von Chlorophyllkörnern entblößt, wenn sie eine geneigte oder zur Organfläche nahezu senkrechte Stellung zeigen, und demnach annähernd die Profilstellung ermöglichen würden, während andererseits auch die umgebogenen, zur Organoberfläche ungefähr parallel orientierten Teile der Seitenwände mit Chlorophyllkörnern dicht besetzt sind, obgleich sich die letzteren derart in dauernder Flächenstellung befinden. Ebenso sind auch die freien Enden der in Atemhöhlen hineinragenden Palisadenzellen in der Regel mit einem

allseitigen Chlorophyllbeleg versehen, obgleich die obersten Chloroplasten dabei in die Flächenstellung geraten.

4. Sehr häufig sind einzelne Palisadenzellen mehr oder weniger stark gekrümmt, wenn sie z. B. den Anschluß an Sammelzellen oder Leitparenchymscheiden erreichen sollen, oder wenn sie die Atemhöhlen der Spaltöffnungen begrenzen und überwölben. Selbst rechtwinkelige Krümmungen der Palisaden kommen vor (Scilla bifolia, Fig. 107 *A*). Die Chlorophyllverteilung in solchen Zellen unterscheidet sich in keiner Weise von jener in typischen, gerade gestreckten Palisaden: die Seitenwände sind überall gleichmäßig von Chlorophyllkörnern bedeckt, obgleich auf diese Weise je nach dem Grade der Krümmung eine größere oder geringere Anzahl von Körnern aus der Profil- in die Flächenstellung gelangt.

5. Da die so häufige Schiefstellung der Palisadenzellen, wie schon auf S. 270 auseinandergesetzt worden ist, in den meisten Fällen sicher nicht mit der Beleuchtungsrichtung zusammenhängt, so spricht dieselbe gegen die Stahlsche Auffassung. In überhängenden Blättern sind die Palisadenzellen im unteren, aufrechten Blatteile von innen nach außen schief aufwärts, im oberen, abwärts hängenden Teile schief abwärts orientiert, sie nehmen also in bezug auf die Richtung des einfallenden Lichtes zwei einander entgegengesetzte Stellungen ein.

6. Beim Kranztypus (und verwandten Typen) sind von den radienförmig um das Gefäßbündel herum angeordneten gestreckten Assimilationszellen die zwischen dem Gefäßbündel und der Blattoberfläche gelegenen Zellen annähernd senkrecht zur Oberfläche orientiert, mithin als Palisadenzellen zu bezeichnen. Die seitlichen Zellen dagegen sind parallel zur Organoberfläche gelagert; dazwischen gibt es natürlich alle intermediären Stellungen. Da niemand bezweifeln wird, daß für die Streckung und Orientierung sämtlicher Zellen des Kranzes ein und dasselbe Erklärungsprinzip zu gelten hat, so ist auch für die Palisadenzellen des Kranzes eine Beziehung zur Richtung und Intensität des einfallenden Lichtes ausgeschlossen. Dasselbe gilt ferner mutatis mutandis für jene reihenweise angeordneten, gestreckten Assimilationszellen, welche gekrümmte Kurven bilden, die den ableitenden Gefäßbündelscheiden zustreben (Scabiosa ucrainica, Fig. 121). Für die ganze Kurve hat offenbar ein Erklärungsprinzip zu gelten, sowohl für die oberste Zelle der Kurve, welche noch eine typische Palisadenzelle ist, wie für die unterste Zelle, die zur Organoberfläche schräg oder sogar parallel orientiert ist.

7. Endlich darf nicht übersehen werden, daß die Palisadenzellen überhaupt bloß einen Spezialfall in der Reihe der gestreckten Assimilationszellen bilden, die zur Organoberfläche in der verschiedensten Weise orientiert sein können. Eine umfassende Erklärung der Form und Orientierung der Assimilationszellen hat alle Vorkommnisse gleichmäßig zu berücksichtigen. Dies ist aber nicht möglich, wenn man Richtung und Intensität des einfallenden Lichtes zur Erklärung heranzieht. —

Von einer Anzahl von Forschern (Areschoug, Vesque, Kohl, Montemartini) wird das Auftreten von Palisadengewebe mit den Transpirationsverhältnissen in Beziehung gebracht; gesteigerte Transpiration soll die Ausbildung von Palisadengewebe begünstigen, das von Areschoug geradezu als ein Schutzmittel gegen zu starke Transpiration aufgefaßt wird. Dagegen ist zu bemerken, daß das Palisadengewebe nicht immer bloß enge Interzellularen aufweist, daß es auch sehr locker gebautes Palisadengewebe gibt, in welchem das Durchlüftungssystem eine mächtige Ausbildung erfährt. Wie Volkens gezeigt hat, besitzen gerade Wüstenpflanzen, welche im Bau ihres Hautsystems und ihrer Spaltöffnungen ein großes Bedürfnis nach Transpirationsschutz erkennen lassen, häufig ein sehr lockeres Palisadengewebe. Es ist demnach ganz aussichtslos, die Form und Orientierung der Palisaden mit der gesteigerten Transpiration in Beziehung bringen zu wollen. Denn eine Verengerung der Interzellularräume kann ebenso leicht wie im Palisadengewebe in einem aus isodiametrischen Zellen bestehenden Assimilationsparenchym erzielt werden. Und ebenso leicht wie im letzteren kann auch im Palisadengewebe eine Erweiterung der Durchlüftungsräume, beziehungsweise eine Vergrößerung der transpirierenden Oberfläche zustande kommen. Ebenso ist auch die Vermutung Warmings zurückzuweisen, daß das büschelförmige Zusammenneigen der Palisadenzellen über den Sammelzellen mit dem Bedürfnis zusammenhänge, die Interzellularräume um so mehr zu vergrößern, je weiter die Zellen von der Blattoberseite des dorsiventralen Blattes entfernt liegen. Einem solchen Bedürfnis könnte, wenn es überhaupt vorhanden wäre, auch durch andere Anordnungsweisen der Palisadenzellen entsprochen werden.

18) G. Haberlandt, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XVII, 1886. Fr. Magdeburg, Die Laubmooskapsel als Assimilationsorgan, Inaugural-Dissertation, Berlin 1886. C. Roedler, Zur vergleichenden Anatomie des assimil. Gewebesystems der Pflanzen, Inaugural-Dissertation, Berlin.

19) N. Wille, Bidrag til Algernes physiologiske Anatomie, K. Svenska Vetenskaps-Akademiens handlinger, Bd. XXI, 1885. Vgl. auch A. Hansen, Über Stoffbildung bei den Meeresalgen, Mittheil. aus der zoolog. Station zu Neapel, Bd. II, 1893.

20) G. Haberlandt, Über Scheitelzellwachstum bei den Phanerogamen, Mitteil. des naturw. Vereins für Steiermark, 1880.

Siebenter Abschnitt.

Das Leitungssystem.

I. Allgemeines.

In allen höher entwickelten Pflanzen finden während der ganzen Vegetationszeit Stoffleitungsvorgänge statt, deren Qualität und Ausgiebigkeit in den verschiedenen Vegetationsphasen eine sehr wechselnde ist. Ehe wir die Bahnen eingehender betrachten, in welchen die Leitung der Stoffe vorzugsweise stattfindet, wollen wir uns zunächst über die Beschaffenheit und ernährungsphysiologische Bedeutung dieser Stoffe orientieren.

Vor allem findet in der Landpflanze ein sehr ansehnlicher Wassertransport statt, der zum geringeren Teil auf Beschaffung der als Nährstoff sowie als Vegetationswasser dienenden Wassermenge abzielt, zum weitaus größeren Teile dagegen zur Deckung der Transpirationsverluste bestimmt ist.

Teils unabhängig von diesem Wasserstrome, teils von ihm mitgerissen, bewegen sich die verschiedenen anorganischen oder organischen Nährstoffe von den Aufnahmsorganen aufwärts in die assimilierenden und wachsenden Pflanzenteile hinein. Bei den chlorophyllhaltigen Pflanzen, auf die wir uns hier beschränken wollen, handelt es sich vor allem um die sogenannten »Nährsalze«, deren Elemente zum größten Teil in den »Aschenbestandteilen« wiederkehren. — Endlich findet in der Pflanze auch eine mehr oder minder ausgiebige Wanderung von Assimilationsprodukten (im weitesten Sinne des Wortes) statt, die aus den assimilierenden Organen und Reservestoffbehältern nach den entsprechenden Verbrauchsstellen hingeleitet werden, mögen diese wachsende Pflanzenteile und Gewebe, oder anzufüllende Reservestoffbehälter sein. Hierher gehören verschiedene Kohlehydrate (Zuckerarten, Stärke), Fette, Proteinstoffe und Amide. Die Leitung aller dieser verschiedenartigen Stoffe regelt sich ganz nach den jeweiligen Bedürfnissen der Pflanze und ihrer Teile; sie erfolgt von den Wurzeln aufwärts in Stengel und Blätter, aus den Reservestoffbehältern in die ebengenannten Organe und in die Wurzeln, aus den Laubblättern in die Knospen, Blüten, in reifende Samen und Früchte und wachsende Wurzeln usf. Dabei kann natürlich von einem einheitlichen aufsteigenden und einem absteigenden Saftstrome nicht die Rede sein. Die einstige Lehre von der Saftzirkulation in der Pflanze, vom rohen Nahrungssaft und von dem verarbeiteten Bildungssaft, beruhte auf einer viel zu weitgehenden Verallgemeinerung einzelner Stoff-

leitungsvorgänge, welche erst seit den wichtigen Untersuchungen von Sachs in das rechte Licht gestellt worden sind.

Das stoffleitende Gewebesystem der Pflanze ist unter allen Systemen am kompliziertesten gebaut; seine Elemente sind von der größten Formenmannigfaltigkeit. Selbständige Zellen und Zellfusionen, lebende und tote Elementarorgane sind am Aufbau des Leitungssystems beteiligt. Es erscheint dies begreiflich, wenn wir uns die Verschiedenartigkeit der Stoffe vergegenwärtigen, die das Leitungssystem zu befördern hat. Im Interesse einer geregelten, stetigen Stoffleitung muß es gelegen sein, für die wichtigsten Stoffe besondere Leitungsbahnen auszubilden und so innerhalb des ganzen Systems dem Prinzip der Arbeitsteilung den weitesten Spielraum zu lassen. Dies ist auch deshalb notwendig, weil häufig in ein und demselben Organ verschiedene Stoffe zu gleicher Zeit in entgegengesetzten Richtungen zu transportieren sind.

Wegen des so verschiedenartigen Baues der stoffleitenden Gewebe lassen sich nur wenige Merkmale angeben, die allen gemeinschaftlich sind. Diese wenigen Merkmale erklären sich aus dem allgemeinen Bauprinzip, alle Bewegungshindernisse auf ein möglichst geringes Maß einzuschränken.

Die Art der Stoffbewegung in der Pflanze ist entweder eine molekulare oder eine Massenbewegung, sehr häufig auch eine Kombination beider. Auf die rein physiologische Frage nach den dabei wirksamen Betriebskräften kann hier nicht näher eingegangen werden. So viel ist aber von vornherein gewiß, daß, mag es sich um Diosmose, Filtration oder was immer für eine Bewegungsform handeln, das Vorhandensein häufiger Querwandungen in den leitenden Geweben der Stoffleitung hinderlich sein wird, vorausgesetzt natürlich, daß die Bewegung im Inneren der Elemente und nicht in den Wandungen vonstatten geht. Es ergibt sich daraus die Notwendigkeit, die Zahl der Querwandungen in den leitenden Geweben einzuschränken und ihre Durchlässigkeit für die wandernden Stoffe zu erhöhen. Diesen Forderungen gemäß sind 1. die leitenden Elemente von mehr oder weniger langgestreckter Gestalt, und 2. die Querwandungen dünn und häufig mit zahlreichen Tüpfeln versehen, welche bisweilen zu wirklichen Poren, zu Löchern werden. Überdies erfolgt 3. häufig eine Vergrößerung der Diffusionsflächen, die auf verschiedene Weise zustande kommen kann.

Über das erste dieser drei Hauptmerkmale ist hier nur weniges zu bemerken. Wo immer die Stoffleitung in einer bestimmten Richtung bevorzugt wird, stellt sich gleichzeitig auch eine Streckung der leitenden Elemente ein. Besonders anschaulich wird diese Übereinstimmung zwischen Bau und Funktion, wenn die Stoffleitungsbahnen sich kreuzen, wie z. B. im Holzkörper der Dikotylen. Ein gewisser Parallelismus zwischen der Länge der leitenden Elemente und der Intensität der Stoffleitung ist deutlich ausgesprochen, doch wäre es natürlich verfehlt, wenn man von ersterer ohne weiteres auf letztere schließen wollte. Denn eine Beschleunigung der Stoffwanderung kann auch auf andere Weise, durch stärkere Tüpfelung der Querwände, durch größere Weite und hierdurch bedingte Verringerung des Reibungswiderstandes usw. erzielt werden. Immerhin läßt sich die erwähnte Beziehung in zahlreichen Fällen leicht nachweisen. So sind z. B. die Wasserleitungsröhren in den Stengeln

meist lange Gefäße, in den letzten Bündelverzweigungen der Blätter dagegen viel kürzere Elementarorgane. Auch die Kohlehydrate befördernden Leitparenchymzellen der Blätter zeigen gewöhnlich eine um so bedeutendere Streckung, je stärker der Strom der abzuleitenden Stoffe anschwillt.

Bezüglich des zweiten Hauptmerkmals, der Tüpfelbildung, ist vor allem hervorzuheben, daß zwischen der einfachen Tüpfelung einer senkrecht zur Stromrichtung gestellten Zellwand und ihrer vollständigen Resorption alle Übergänge vorhanden sind. Am häufigsten findet man einfache Tüpfel mit kreisrundem oder ovalem Umriß und oft fein perforierten Schließhäuten. Derart getüpfelte Querwände sind besonders für die verschiedenen Arten des Leitparenchyms (Holzparenchym, Markstrahlen, Parenchymscheiden) charakteristisch. Wenn der Tüpfel sehr groß und die Schließhaut zart ist, so liegt eventuell die Gefahr nahe, daß bei beträchtlichen Unterschieden im Turgor der benachbarten Zellen die Schließhaut eingedrückt wird. Um dies zu vermeiden, sind solche Tüpfel häufig durch leistenförmige Verdickungen in mehrere Felder abgeteilt; diese mechanisch wirksamen Membranleisten bieten der Schließhaut des gefelderten Tüpfels einen festen Widerhalt. Von Russow u. a. sind derart gebaute Tüpfel in der sekundären Rinde vieler Holzgewächse beobachtet worden.

Die Schließhäute der meisten Tüpfel (in manchen Fällen auch ungetüpfelte Zellwände) sind von mehr oder minder zahlreichen, äußerst feinen Porenkanälen durchsetzt, in welchen zarte Plasmafäden — Plasmodesmen — die benachbarten Protoplasten miteinander verbinden. (Vgl. S. 37.) Die Bedeutung dieser feinsten Porenkanäle, beziehungsweise der Plasmodesmen als Kommunikationswege beim Stofftransport ist noch fraglich. Bei der Leichtigkeit, mit welcher die Diosmose durch dünne Wandpartien und durch die Plasmahaut erfolgt, sowie bei der großen Zartheit der Plasmafäden, deren gesamte Querschnittsgröße von der Flächenausdehnung der nicht perforierten Schließhaut- und Wandpartien um ein Vielfaches übertroffen wird, ist eine ansehnliche oder gar ausschließliche Beteiligung der Plasmafäden beim Stofftransport ziemlich unwahrscheinlich. Damit ist nicht ausgeschlossen, daß in einzelnen Fällen (so z. B. in manchen Endospermen) die Plasmaverbindungen bei der Stoffwanderung eine größere Rolle spielen. Je weiter die Poren sind, die sie durchsetzen, um so eher wird dies zu erwarten sein. So kann es keinem Zweifel unterliegen, daß durch die relativ grobporösen Siebplatten vieler Siebröhren ein ansehnlicher Durchtritt von Eiweißlösungen stattfindet.

Noch größere Löcher in den trennenden Scheidewänden des Leitungssystems kommen durch die vollständige Resorption der Schließhäute zustande. Auf diese Weise entstehen z. B. die Perforationen in den Querwänden der Milchröhren von Musa und Chelidonium; vor allem sind hier aber die wasserleitenden Gefäße des Hadromteiles der Gefäßbündel und des Holzkörpers zu nennen, deren Querplatten hier und da noch erhalten und mit einigen großen Löchern versehen sind, gewöhnlich aber bis auf einen schmalen, ringförmigen Rand vollständig resorbiert erscheinen. Eine noch vollständigere Auflösung der Querwände zeigen die Milchsaftgefäße der meisten Cichoriaceen, Papaveraceen, Papayaceen u. a.; im ausgebildeten Zustand ist von den Querwänden keine Spur mehr zu sehen.

Den Schluß dieser ganzen Reihe bilden jene ungegliederten Milchröhren, in denen Querwände überhaupt gar nicht angelegt werden, die nicht aus reihen-

weise verschmelzenden Meristemzellen hervorgehen, sondern in entwickelungsgeschichtlicher Hinsicht einzelnen Zellen gleichwertig sind. Diese Zellen wachsen zu langen, sich vielfach verzweigenden Schläuchen aus, indem sie sich mit ihren Enden pilzhyphenartig zwischen die benachbarten Zellen eindrängen.

Außer der Längsstreckung der leitenden Elemente und der Tüpfelung oder Perforation ihrer Querwände läßt sich im histologischen Bau des Leitungssystems nicht selten noch eine dritte Eigentümlichkeit nachweisen, die eine erleichterte Stoffwanderung zum Zweck hat. Diese Einrichtung besteht darin, daß die von den strömenden Stoffen zu passierenden Querwände oder Schließhäute möglichst vergrößert werden. Auf solche Weise erzielt die Pflanze eine größere Diffusionsfläche, beziehungsweise eine größere Anzahl von Tüpfeln und Poren. Wenn die ganze Querwand vergrößert wird, so kann dies auf zweierlei Art geschehen. Entweder behält die Querwand ihre ursprüngliche Stellung annähernd bei, und ihrer Vergrößerung entspricht dann eine Anschwellung der betreffenden Zell- oder Gliedenden; dies ist z. B. bei den Siebröhren der primären Leptombündel, den Milchzellen der Zwiebelschalen von Alliumarten, in den Blattspursträngen und dem axilen Leitbündel des Polytrichumstämmchens der Fall. Oder die Vergrößerung der Querwand wird durch ihre Schiefstellung erreicht, wodurch die leitenden Elemente eine prosenchymatisch zugespitzte Gestalt erlangen. Als hierher gehörige Beispiele sind die Siebröhren im sekundären Leptom, die Cambiformzellen und wasserleitenden Tracheiden zu nennen. — Die Vergrößerung der Schließhäute ist, analog dem ersten Falle der Querwandvergrößerung, mit einer trichterförmigen Erweiterung der Tüpfelkanäle verbunden. Solche Tüpfel kommen im Endosperm verschiedener Monokotylen und im Bastgewebe mancher Liliaceen vor. Sie sind an dieser Stelle nur deshalb zu erwähnen, weil sie den physiologischen Übergang von den einfachen zu den sog. behöften Tüpfeln bilden, deren eigentümlicher Bau allerdings, infolge besonderer Anpassung an die Funktion der Wasserleitung, nicht mehr bloß auf eine Vergrößerung der Diffusionsfläche abzielt.

Im vorstehenden sind nur die verschiedenen histologischen Einrichtungen zur Beschleunigung und Erleichterung des Stofftransportes im Leitungssystem besprochen worden. Daneben gibt es aber auch noch rein physiologische Momente, welche dem gleichen Zwecke dienen. Hierher gehören u. a. die Plasmaströmungen, die durch mechanische Mischung der wandernden Stoffe die Diosmose beschleunigen (vgl. S. 19), sowie überhaupt alle Einrichtungen, welche die Konzentrationsdifferenz in hintereinander gelegenen Zellen erhöhen, oder durch chemische Metamorphose der wandernden Stoffe immer wieder aufs neue hervorrufen. Damit sind wir bei der noch vielfach sehr rätselhaften Beteiligung der lebenden Protoplasten bei der Stoffwanderung angelangt, deren Erörterung nicht mehr in den Rahmen dieses Werkes gehört[1]).

II. Die Elementarorgane der Stoffleitung.

A. Die Leitung des Wassers und der Nährsalze.

Fast alle Untersuchungen über die Wasserleitung in der Pflanze haben den Holzkörper der Dikotylen oder der Gymnospermen zum Ausgangspunkt. Es ist

schon ein altes, von St. Hales ausgeführtes Experiment, welches zeigt, daß, wenn von einem transpirierenden Zweig ein Rindenring abgelöst wird, die Blätter frisch und turgeszent bleiben, während eine Unterbrechung des Holzkörpers alsbald das Welken des Laubes zur Folge hat. Da sich derartige Versuche mit gleichem Erfolg auch an den Stengeln krautiger Dikotylen anstellen lassen, so darf daraus geschlossen werden, daß schon vor der Bildung eines zusammenhängenden Holzkörpers, oder wenn ein solcher überhaupt nicht zustande kommt, wie bei den Monokotylen, die Leitung des Wassers ausschließlich in den »Holzteilen« der primären Leitstränge vor sich geht. Läßt man von solchen Stengeln farbige Lösungen (z. B. Anilinblau, Eosin) aufsaugen, so sieht man direkt, daß bei genügend starker Transpiration die Farbstofflösung nur in den Gefäßbündeln rasch aufsteigt, und die mit entsprechenden Vorsichtsmaßregeln unternommene mikroskopische Untersuchung solcher injizierter Stengel macht es zweifellos, daß die Lösung nur in den vorhin erwähnten Gefäßbündelteilen sich aufwärts bewegt. Besonders gut eignen sich zu derartigen Experimenten die durchsichtigen Stengel der Impatiensarten und Blüten mit weißen Blumenblättern. Auf gleiche Weise wurde von mir das Wasserleitungsvermögen des Zentralstranges in den Stämmchen und Fruchtstielen zahlreicher Laubmoose nachgewiesen.

Viel schwieriger als die Ermittelung des wasserleitenden Gewebes im ganzen und großen war selbstverständlich die Lösung der Frage, in welchen Elementarorganen dieses Gewebes die Leitung des Wassers vor sich geht. Die Schwierigkeit lag großenteils darin, daß der sekundäre Holzkörper der Gymnospermen und Dikotylen, das Hauptobjekt aller einschlägigen Versuche, keine anatomisch-physiologische Einheit vorstellt. Im anatomischen Bau des Holzkörpers kommen nämlich zwei ganz verschiedene Prinzipien zum Ausdruck: das Prinzip der Festigung und jenes der Stoffleitung; es fällt deshalb nicht leicht, von jedem einzelnen Elementarorgan des Holzes mit Bestimmtheit anzugeben, in welcher Weise es funktioniert, ob es bloß einem der beiden Prinzipien, oder vielleicht allen zweien dienstbar ist. (Vgl. den XIV. Abschnitt.)

Die aus dem Boden aufgenommenen Nährsalze schlagen zweifellos dieselben Leitungsbahnen ein, in denen das Wasser aus den Wurzeln aufwärts transportiert wird. Die Identität der Leitungswege ergibt sich schon aus dem Umstande, daß bei stärkerer Transpiration durch den aufsteigenden Wasserstrom ein wahrscheinlich sehr beträchtlicher Teil der gelösten Nährsalze mitgerissen wird. Es ist nicht anzunehmen, daß jener Teil der aufgenommenen Nährsalze, dessen Bewegung unmittelbar von den ernährungsphysiologischen Bedürfnissen der Pflanze geregelt wird, andere Leitungsbahnen einschlägt.

1. Der histologische Bau der Wasserleitungsröhren.

Die Elementarorgane der Wasserleitung sind die Gefäße oder Tracheen und die Tracheiden, welche in ihrer Gesamtheit ein die ganze Pflanze durchziehendes System von Wasserleitungsröhren bilden. Wir wollen uns zunächst mit ihren histologischen Merkmalen beschäftigen[2]).

Im allgemeinen sind die Gefäße und Tracheiden übereinstimmend gebaut. Der Hauptunterschied beider besteht darin, daß die Tracheiden ringsum

geschlossene Membranen besitzen und demnach ihre Zellenindividualität bewahrt haben, während die Gefäße aus reihenweise miteinander verschmolzenen Zellen entstanden sind und demnach Zellfusionen vorstellen. Auch im ausgebildeten Zustande des Gefäßes sind die Zellen, aus denen es hervorgegangen, als seine Glieder deutlich unterscheidbar. Die durchlöcherten Querwände des Gefäßes sind entweder senkrecht zur Längsachse gestellt, in welchem Falle gewöhnlich ein großes rundes Loch vorhanden ist, das vom erhalten gebliebenen Rande der Querwand ringförmig umsäumt wird; oder die Querwände sind mehr oder minder stark geneigt, wobei die Perforationen meist parallele Querspalten bilden (»leiterförmig durchbrochene Zwischenwände«).

Die Tracheiden sind in der Regel von langgestreckter, prosenchymatischer Gestalt; ihre Länge erreicht durchschnittlich kaum mehr als 1 mm; im Stengel und Blattstiel von Musa und Canna sind sie bei einer Weite von 0,08—0,1 mm über 1 cm lang, und bei Nelumbium speciosum beträgt ihre Länge nach Caspary sogar über 12 cm. Die Gefäße sind selbstverständlich länger; nach Strasburger übertrifft aber ihre Länge durchschnittlich nicht 10 cm. Im Holz von Quercus pedunculata sind 2 m lange Gefäße schon recht zahlreich; bei Robinia pseudacacia erreicht eine relativ große Zahl von Gefäßen 1 m. Noch länger werden sie bei den Lianen (3—5 m). Nur einzelne Gefäße durchziehen ununterbrochen die betreffenden Pflanzenorgane, vielleicht selbst den ganzen Pflanzenkörper. Auch ihre Weite ist sehr verschieden; den größten Querdurchmesser erreichen die Gefäße bei den Schlinggewächsen (0,3—0,7 mm).

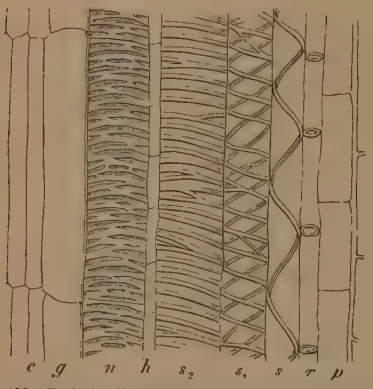


Fig. 126. Radialer Längsschnitt durch den Hadromteil eines Gefäßbündels im Stengel von Oenothera odorata. *p* Leitparenchym. *r* älteres Ringgefäß. *s* Spiralgefäß mit auseinandergezogenem Schraubenbande. s_1 jüngeres Spiralgefäß mit zwei Schraubenbändern, welche stellenweise miteinander verbunden bzw. gespalten sind. *h* Holzparenchymzellreihe, *n* netzfaserförmig verdicktes Gefäß. *g* jüngstes, eben in Entstehung begriffenes Gefäß; die Querwände sind noch nicht resorbiert. *c* Cambium.

Die Wandungen der Gefäße und Tracheiden sind stets partiell verdickt. Nach der Form der Verdickungsmassen unterscheidet man Ring- und Spiralgefäße, Netz- und Leitergefäße, einfach oder behöft getüpfelte Gefäße bzw. Tracheiden (Fig. 126). Bei der spiralfaserigen Verdickungsweise schwankt die Zahl der Fasern zwischen 1—4 und darüber. Die einzelnen Fasern sind oftmals stellenweise gegabelt, ihre Windungen nicht selten durch schräge Anastomosen miteinander verbunden. Daß die ersten Gefäße, welche in einem jungen, in Streckung begriffenen Organ ausgebildet werden, ring- oder spiralförmig verdickt sind, erklärt sich aus dem Umstande, daß nur diese beiden Verdickungsweisen eine weitgehende Längsdehnung der verdickten Gefäßwandungen zulassen. Tatsächlich rücken die Ringe und Windungen der Spiralfasern der jungen Gefäße in dem Maß, als das Organ sich streckt, immer weiter auseinander. — Zwischen netzförmig verdickten und getüpfelten Gefäßwandungen existiert keine scharfe Grenze.

Eine besondere Eigentümlichkeit der faserigen Verdickungen besteht nach den Untersuchungen Rotherts[3]) darin, daß sie bei den meisten Pflanzen an ihrer Ansatzstelle unmittelbar über den unverdickten Membranpartien mehr oder minder verschmälert sind (Fig. 127). Der verschmälerte Teil (»Fuß«) der Leiste ist oft scharf gegen den breiteren Teil (»Kopf«) derselben abgesetzt, so daß ihr Querschnitt ⊣-förmig aussieht. In anderen Fällen geht der »Fuß« ohne scharfe Grenze in den »Kopf« über. Die Querschnittsform der Leisten ist überhaupt eine sehr verschiedene. Die physiologische Bedeutung dieser verschmälerten Anheftungsweise der Verdickungsleisten sieht Rothert darin, daß dadurch die für Wasser durchlässigen unverdickten Wandpartien in ihrem Flächenausmaß möglichst wenig beeinträchtigt werden. Auf diesen Vorteil hat schon vor langem Schwendener hinsichtlich des Baues der später zu besprechenden Hoftüpfel hingewiesen, mit denen Rothert die Verdickungsweise der ring-, spiral- und netzförmig verdickten Gefäße vergleicht. Für letztere kann freilich die durch die verschmälerte Anheftungsweise der Verdickungsleisten erzielte Vergrößerung der unverdickten Wandpartien, d. i. der Filtrationsflächen, nur dann einen ansehnlichen Betrag erreichen, wenn die Verdickungsleisten sehr dicht beisammen stehen. Bei manchen Pflanzen (Equisetumarten, Cactaceen u. a.) sind übrigens die Leisten an ihrer Ansatzstelle nicht verschmälert.

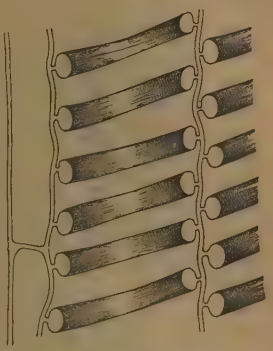


Fig. 127. Längsschnitt durch zwei Spiralgefäße von Cucurbita Pepo. (Nach Rothert.)

Alle hier namhaft gemachten Verdickungsweisen (von den Hoftüpfeln abgesehen) haben die gleiche Aufgabe, nämlich eine genügende Aussteifung der Röhren zu bewerkstelligen, ohne einem eventuellen Stoffaustausche mit den benachbarten Elementen hinderlich zu sein. Die Notwendigkeit solcher Aussteifungen ergibt sich aus dem Umstande, daß die Tracheiden und Gefäße als tote Elementarorgane keinen Turgor entwickeln und deshalb den Überdruck der angrenzenden Parenchymgewebe auszuhalten haben.

Eine eingehendere Besprechung erfordert noch der Bau der Hoftüpfel[4]). Die einfachen Tüpfel besitzen einen überall fast gleichweiten Tüpfelkanal. Bei den Hoftüpfeln dagegen erweitert sich dieser Kanal gegen die Schließhaut zu sehr beträchtlich, und da die Tüpfel zweier benachbarter Gefäße oder Tracheiden miteinander korrespondieren, so kommt auf diese Weise ein linsenförmiger Tüpfelraum zustande, der durch die Schließhaut in zwei Hälften geteilt wird. Die Schließhaut ist nicht in ihrer ganzen Ausdehnung von gleicher Zartheit. Ein mittlerer scheibenförmiger Teil von etwas größerem Durchmesser als die Weite der Tüpfelmündung ist mehr oder minder verdickt, und wird als Torus bezeichnet. Im Frühlingsholz der Coniferen erscheint dieser im optischen Durchschnitt stabförmig, im Herbstholz linsenförmig (Fig. 128 *A*). Der den Torus umsäumende überaus zarte Rand der Schließhaut wird Margo genannt und zeichnet sich bei den Coniferen durch eine deutliche Radialstreifung

aus, welche sich bis in den Rand des Torus hineinerstreckt (Fig. 128 *C*). Nach Russow dürften die Streifen des Margo ein wenig dicker sein, als die dazwischen gelegenen Areolen. Bemerkenswert ist das große Tinktionsvermögen der Schließhäute, die Hämatoxylin, Eosin und andere Farbstoffe begierig speichern.

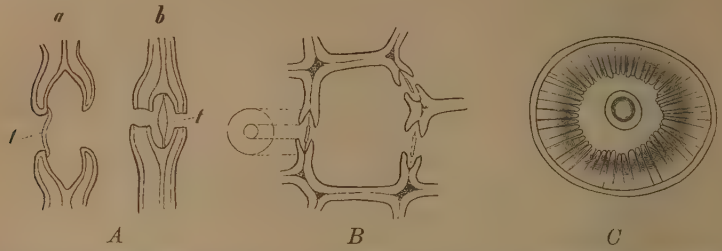


Fig. 128. Bau der Hoftüpfel von Pinus silvestris. *A* tangential durchschnittene Hoftüpfel; *a* aus lufttrockenem Sommerholz, *b* aus Herbstholz; *t* Torus. Vergr. 750. *B* Querschnitt durch eine Tracheide; an den radialen Wandungen die Hoftüpfel. Vergr. 400. *C* Hoftüpfel in der Aufsicht, die radiale Streifung des dünnen Randes der Schließhaut zeigend. Vergr. 1000. (*A* und *C* nach Russow, *B* nach Strasburger.)

In der Flächenansicht der Zellmembran zeigen die Hoftüpfel mancherlei Verschiedenheiten, die durch die wechselnde Gestalt des Hofes und des Tüpfelkanals bedingt werden. Der Umriß beider Teile kann kreisrund, elliptisch oder schmal spaltenförmig sein, und da sich in dieser Hinsicht der Hof und die Außenmündung des Tüpfelkanals sehr häufig verschieden verhalten, so kommen die mannigfachsten Kombinationen zustande.

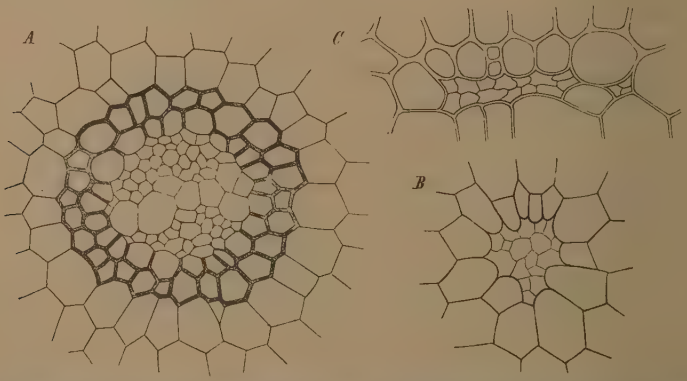


Fig. 129. *A* Querschnitt durch den Zentralstrang der Seta von Meesea longiseta; das Tracheidenbündel wird von einer Schutzscheide umgeben. *B* Querschnitt durch den Zentralstrang von Rhynchostegium murale. *C* Querschnitt durch einen bandförmigen Blattspurstrang in der Stämmchenrinde von Mnium rostratum.

Was die Anordnung der Hoftüpfel betrifft, so sind sie auf der betreffenden Wandfläche in senkrechten, horizontalen oder spiralig verlaufenden Reihen angeordnet; letzteres namentlich bei spaltenförmigem Tüpfelkanal. Die Verteilung kann dabei eine lockere oder dicht gedrängte sein; in letzterem Falle sind die Tüpfelhöfe häufig von polygonalem Umriß.

Bisher war nur von den typischen »zweiseitigen« Hoftüpfeln die Rede, wie sie zwischen benachbarten Gefäßen oder Tracheiden sich ausbilden. Wenn dagegen ein tracheales wasserleitendes Element an eine parenchymatische Zelle grenzt, die plastische Baustoffe leitet oder speichert, so kommen bloß »einseitige Hoftüpfel« zustande, weil nur die Tüpfel der dem trachealen Element zugehörigen Wandpartie behöft sind. Die Schließhäute dieser Tüpfel besitzen niemals einen Torus; sie bleiben gänzlich unverdickt und wölben sich infolge des Turgors der angrenzenden Zellen gegen die Hofwände vor; daß die Schließhäute sogar schlauchartig durch die Tüpfelkanäle in das Innere der Gefäße hineinwachsen können, werden wir später noch ausführlicher hören.

Zum Schluß ist hier noch auf die rudimentäre Ausbildung der wasserleitenden Elemente in den Stämmchen und Fruchtstielen zahlreicher Laubmoose einzugehen[5]). Wie von mir nachgewiesen wurde, sind die Zellen des typischen einfachen Zentralstranges der Laubmoose (Fig. 129) als rudimentäre Tracheiden aufzufassen. Sie sind von langgestreckt prosenchymatischer Gestalt, englumig und besitzen in den meisten Fällen dünne, zarte Zellwände. Die schiefen Querwände zeichnen sich auch dann durch besondere Zartheit aus, wenn die Längswände mehr oder minder verdickt sind. Fast ausnahmslos sind die Wandungen vollkommen glatt, ohne Andeutung einer Skulptur oder Tüpfelung. Bei Mnium punctatum und Bryum leucothrix weisen die Zellwände im oberen angeschwollenen Ende des Zentralstranges der weiblichen Pflänzchen querspaltenförmige Tüpfel auf, welche bei Bryum besonders zahlreich sind. In zartwandigen Zentralsträngen treten nicht selten längs der Zellkanten Verdickungen auf, wodurch der Strangquerschnitt ein kollenchymartiges Aussehen erhält (Dicranum scoparium). Bei den Polytrichumarten bilden die Tracheiden auf dem Querschnitt des Stranges einzelne Gruppen, die durch stark verdickte und meist rotbraun tingierte Wandungen voneinander geschieden sind (Fig. 130 t_1). Die einzelnen Zellen der Gruppen dagegen sind bloß durch zarte Membranen voneinander getrennt. Die Betrachtung aufeinander folgender Querschnitte lehrt, daß die einzelnen Zellgruppen in ihrem Längsverlauf ineinander übergehen, und daß die zarten Zellwände innerhalb dieser Gruppen teils die sehr schief gestellten Scheidewände der prosenchymatischen Tracheiden, teils zarte Längswände sind, welche in ihrem weiteren Verlauf an Dicke allmählich zunehmen. Die verdickten Wandpartien stellen also ein aussteifendes Gerüst vor, welchem dieselbe Aufgabe zukommt, wie den verschiedenartigen Wandverdickungen der Gefäße und Tracheiden der höher entwickelten Pflanzen.

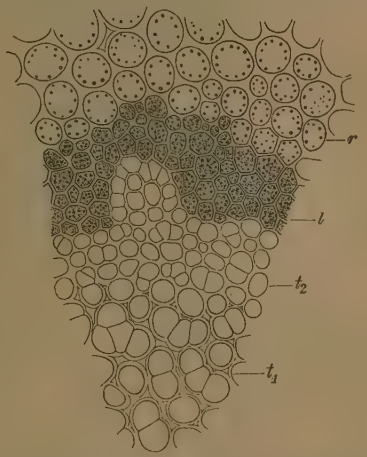


Fig. 130. Teil eines Querschnittes durch das Leitbündel eines Stämmchens von Polytrichum juniperinum. *r* Rindenparenchym. *l* Leptom. t_1 derbwandige Tracheiden mit gebräunten Wandungen. t_2 periphere Tracheiden mit farblosen Wänden.

2. Die physiologische Funktion der Gefäße und Tracheiden[6]).

Während man früher annahm, daß die Gefäße und Tracheiden Durchlüftungszwecken dienen, steht nunmehr zweifellos fest, daß die genannten Röhren die Wasserleitungsbahnen der Pflanze vorstellen. Diese Auffassung stützt sich zunächst auf eine Reihe von Untersuchungen über den Inhalt der Gefäße und Tracheiden zu verschiedenen Tages- und Jahreszeiten.

Die unmittelbare, mikroskopische Untersuchung des Inhaltes der genannten Elementarorgane ist zuerst von Volkens an krautartigen Gewächsen, ferner an Blättern, Blattstielen und den jüngsten Zweigen verschiedener Laubbäume angestellt worden. Die zu untersuchenden Stengelstücke wurden mittels einer Doppelschere gleichzeitig an zwei Punkten, und zwar in einem Abstande von 2—3 cm durchschnitten. Wurden nun rasch Längsschnitte angefertigt und diese trocken unter dem Mikroskop beobachtet, so konnte das Vorhandensein von Wasser in den Gefäßen und Tracheiden leicht nachgewiesen werden. Volkens spricht auf Grund seiner derart durchgeführten Untersuchungen den Satz aus, »daß die Gefäße krautartiger Pflanzen in den frühesten Morgenstunden, solange die Transpiration fehlt oder nur geringfügig bleibt, nur Wasser in ihrem Innern führen, und daß im Laufe des Tages ein Teil des Wassers durch Luft ersetzt wird«. In den vorhin genannten Organen verschiedener Bäume (Prunus, Platanus) wurde in einer Höhe von 10 und mehr Metern über dem Erdboden selbst an warmen Sommertagen noch mehr oder weniger Wasser in den Gefäßen vorgefunden. In den Gefäßen der Tracheiden der Blattspreiten wurde nach längerer Transpiration gewöhnlich Wasser mit Luftblasen abwechselnd, zuweilen nur Luft und selten bloß Wasser beobachtet. In den letzten Bündelauszweigungen der Blattspreiten enthalten die Tracheiden gewöhnlich nur Wasser. —

Der Inhalt der trachealen Elemente im Holz älterer Stämme und mehrjähriger Zweige wurde von Schwendener und Strasburger durch direkte Beobachtung ermittelt. Ersterer schnitt mittels eines Preßlerschen Zuwachsbohrers (ein in der Forstwirtschaft häufig benütztes Instrument) zylindrische Zapfen aus dem zu untersuchenden Baumstamm heraus, nachdem, um das Eindringen von atmosphärischer Luft in die geöffneten Gefäße und Tracheiden zu verhüten, die Höhlung des Bohrers vorher mit ausgekochtem Wasser oder Glyzerin gefüllt worden war. Die mikroskopische Untersuchung geschah ebenfalls in luftfreiem Wasser. Die im Laufe des Monats Mai aus den Stämmen von Fagus silvatica, Quercus Robur, Alnus glutinosa, Betula alba, Salix sp. und Pinus silvestris herausgebohrten Holzzapfen enthielten in ihren Gefäßen (bzw. Tracheiden) neben Wasser stets auch mehr oder minder reichlich Luftblasen. Für Fagus silvatica bestimmte Schwendener auch die mittlere Länge der miteinander abwechselnden Wassersäulen und Luftblasen. Die zwischen 30. Mai und 23. Juni vorgenommenen Messungen ergaben eine mittlere Länge der Wassersäulen von 0,06—0,182 mm, und eine mittlere Länge der Luftblasen von 0,22—0,392 mm. Dabei ist zu bemerken, daß sich die Spannung der Gefäßluft mit derjenigen der Atmosphäre ausgeglichen hatte. Da, wie wir später hören werden, die in den Gefäßen enthaltene Luft mehr oder minder

verdünnt ist, so sind im unverletzten Holzkörper die Luftblasen natürlich entsprechend länger. — Auch Strasburger kommt auf Grund seiner Untersuchungen zu dem Ergebnis, daß die Gefäße und Tracheiden des Holzes neben Wasser auch Luftblasen enthalten. Dabei ist aber der Luftgehalt der für die Wasserleitung besonders beanspruchten peripherischen Bahnen stets am geringsten. Wenn Gefäße und Tracheiden vorhanden sind, so enthalten die weiten Gefäße am meisten Luft. Wo nur Gefäße als Wasserbahnen entwickelt sind, wie im Holze von Ficus, Akazien und Weiden, da ist ihr Luftgehalt stets ein geringer. Auch die primären Leitungsbahnen der Wurzeln weisen nur wenige Luftblasen auf.

Von einer Reihe von Forschern ist der Wasser- und Luftgehalt der Gefäße und Tracheiden auf experimentellem Wege festgestellt worden. Boehm war der erste, der entgegen der damals herrschenden Ansicht den Wassergehalt der Gefäße nachzuweisen versuchte: Zweige von Acer, Aesculus, Betula, Tilia usw. von 1—2 cm Dicke und gegen 50 cm Länge wurden von einem Ende aus durch Quecksilberdruck mit Luft injiziert. Dabei erwiesen sich alle Gefäße des Querschnittes oder doch die des peripheren Holzes bei einem Überdruck von einer Atmosphäre als impermeabel; oft wurde aus ihnen eine bald versiegende Flüssigkeitsmenge ausgetrieben. Daraus folgerte Boehm, daß die Gefäße wasserhaltig sind. — Daß die Gefäße transpirierender Zweige und Äste auch Luft, und zwar solche von geringer Tension, enthalten, ist bereits von Th. Hartig behauptet, doch erst von Höhnel sicher nachgewiesen worden. Dieser zeigte nämlich, daß in unter Quecksilber abgeschnittenen Zweigen das Quecksilber trotz des großen kapillaren Widerstandes bis zu 70 cm hoch in die Gefäße eindringt; das setzt natürlich eine sehr weitgehende Luftverdünnung in diesen Röhren voraus, die nur so zu erklären ist, daß das zur Zeit geringer oder sistierter Transpiration durch osmotische Druckkräfte in die Gefäße gepreßte Wasser bei lebhafter Transpiration rascher entleert wird, als die Wiederfüllung vonstatten geht. Da infolge des fast luftdichten Abschlusses der Gefäße und Tracheiden von den Durchlüftungsräumen der Pflanze das Eindringen von Luft in die entleerten Gefäße nur äußerst langsam erfolgen kann, so kommt bei lebhafter Transpiration die von Höhnel nachgewiesene geringe Gasspannung zustande.

Was den Inhalt der rudimentären Tracheiden des Zentralstranges im Laubmoosstämmchen betrifft, so wurde von mir gezeigt, daß dieser gleichfalls aus wässeriger Flüssigkeit und nach starker Transpiration aus verdünnter Luft besteht. In vereinzelten Fällen kommen im ausgebildeten Zentralstrang auch Stärkekörner und Öltropfen vor (Mnium undulatum, Polytrichum).

Wenden wir uns jetzt nach Besprechung des Inhaltes der Gefäße und Tracheiden den experimentellen Nachweisen und anatomischen Tatsachen zu, aus denen hervorgeht, daß die Gefäße und Tracheiden nicht nur wasserhaltige, sondern zugleich auch wasserleitende Organe sind.

Seit jeher war man bestrebt, diese Fortleitung des Wassers in den dazu bestimmten Bahnen auf geeignete Weise direkt zu demonstrieren. Man benutzte zu diesem Zweck Farbstoff- oder Salzlösungen, welch letztere nach Zusatz bestimmter Reagentien farbige Niederschläge liefern, und ließ sie von abgeschnittenen Zweigen oder auch von den Wurzeln unverletzter Pflanzen auf-

saugen. Solche Versuche sind schon im 18. Jahrhundert ausgeführt und bis in die neuere Zeit fortgesetzt und mannigfach variiert worden. Alle diese Experimente lehrten übereinstimmend, daß die betreffenden Lösungen in den Gefäßen und Tracheiden am raschesten aufsteigen; freilich wird dabei meist aus der Färbung der den Farbstoff speichernden Zellwände auf den Aufstieg der Lösung geschlossen, was deshalb zu mancherlei Täuschungen führen kann, weil das Tinktionsvermögen der Zellwände und die Eignung der betreffenden Elementarorgane zur Wasserleitung natürlich in gar keiner Beziehung zueinander stehen. Von vornherein werden daher jene Versuche die vertrauenerweckendsten sein, wobei der Aufstieg der farbigen Lösung selbst, und nicht erst die Sekundärerscheinung, die Färbung der Wände, beobachtet wird. So zeigte z. B. Elfving, daß bei der Durchsaugung von roter, wässeriger Eosinlösung durch das Holz von Taxus baccata und anderen Coniferen die verdickten Zellwände der Tracheiden ungefärbt bleiben, während sich ihre Lumina mit tiefroter Flüssigkeit füllen. Immerhin eignen sich solche Versuche mit Farbstofflösungen kaum dazu, wenn es gilt, nicht nur die allgemeinen Bahnen der Wasserleitung festzustellen, sondern die Saftwege im einzelnen zu ermitteln.

Von einer Reihe von Forschern wurden besondere Versuche zum Zwecke des Nachweises angestellt, daß sich das aufsteigende Wasser im Lumen der Gefäße und Tracheiden, und nicht in ihren verholzten Wänden bewegt, wie letzteres schon von Unger und später von Sachs behauptet wurde. Bei allen diesen Versuchen handelte es sich um eine künstliche Verstopfung der Lumina und ihren Einfluß auf die Wasserleitung. Elfving injizierte Zweige von Taxus baccata, Fraxinus, Quercus pedunculata u. a., sowie Halme von Zea Mais mit geschmolzener rotgefärbter Kakaobutter, stellte nach Erstarrung des Fettes eine frische Schnittfläche her und suchte dann Wasser hindurch zu pressen. Das Resultat war stets ein negatives; es stellte sich heraus, daß das Holz seine Durchlässigkeit für Wasser verliert, sobald die Lumina der Gefäße und Tracheiden mit Fett verstopft sind. Um dem Einwande zu begegnen, daß durch das Fett die Querschnittsflächen der Zellwände ihrer Fähigkeit, für Wasser leicht permeabel zu sein, beraubt wurden, ersetzten Scheit und Errera die Kakaobutter durch mit Eosin gefärbte bzw. mit chinesischer Tusche versetzte Gelatine. Errera ließ dabei die Gelatinelösung von den transpirierenden Zweigen selbst einsaugen und beobachtete hierauf ein baldiges Welken der Blätter. Durch diesen Versuch ist überzeugend dargetan, daß sich das Wasser im Lumen der trachealen Leitungsbahnen aufwärts bewegt.

In bezug auf den Nachweis, daß die Gefäße und Tracheiden tatsächlich wasserleitende Röhren sind, kommen rein anatomische und histologische Argumente naturgemäß erst in zweiter Linie in Betracht. Ihre Beweiskraft ist keine vollkommen zwingende, doch dürfen sie in einem pflanzenanatomischen Werke nicht übergangen werden. Da ist zunächst auf die ausnahmslose Kontinuität der Gefäße und Tracheiden, von den letzten Wurzelverzweigungen an bis hinauf in die obersten Blattspitzen, hinzuweisen: wären die Gefäße und Tracheiden nur Wasserreservoire, wie mehrfach angenommen wird, so wäre diese Kontinuität überflüssig und unerklärlich. Dazu kommt als weiteres Argument die röhrenförmige, langgestreckte Gestalt der genannten Organe, welche sie im Zusammenhang mit den erwähnten physiologischen Erfahrungen als Leitungsbahnen kenn-

zeichnet. Sehr bemerkenswert ist ferner die allgemeine Tatsache, daß zwischen den Ansprüchen an das Wasserleitungsvermögen eines Organs und der Anzahl und Weite seiner Gefäße und Tracheiden ein weitgehender Parallelismus herrscht. In einem späteren Kapitel wird darauf noch näher einzugehen sein. — In bezug auf den histologischen Bau der Wandungen der Gefäße und Tracheiden sind hier die Hoftüpfel zu erwähnen, deren Einrichtung nur unter der Voraussetzung halbwegs verständlich wird, daß die genannten Röhren in ihrem Lumen Wasser leiten.

Wie Schwendener betont hat, entspricht der Bau der gehöften Tüpfel zunächst dem Bedürfnis, die Filtrationsfläche zu vergrößern, ohne die Festigkeit der Wand mehr als nötig zu beeinträchtigen. (Vgl. S. 291.) Die Entstehung des »Hofes« durch Überwölbung des Tüpfelraumes beruht also gewissermaßen auf einem Kompromiß zwischen dem Prinzip der Festigung und dem der Stoffleitung. Damit ist aber noch nicht die charakteristische Ausbildung der Schließhaut, die Bildung jenes verdickten Torus erklärt, welcher, wie die direkte Beobachtung lehrt, der Mündung des Tüpfelkanales angepreßt werden kann und so ihren dichten Verschluß zu bewirken vermag. Der Hoftüpfel ist sonach zweifellos noch einer speziellen Funktion angepaßt worden, er stellt, wie Russow gezeigt hat, ein winziges Klappenventil vor. Die ganze Konstruktion des Hoftüpfels weist wenigstens deutlich auf diese Funktion hin. Der Torus der Schließhaut, von dem man annehmen muß, daß er für Wasser, und im imbibierten Zustand auch für Luft, nur schwer durchlässig ist, wird bei einseitig zu- oder abnehmendem Drucke so dicht und fest an die Kanalmündung angepreßt werden, daß ein verhältnismäßig vollkommener Verschluß erzielt wird. Die Sicherheit dieses Verschlusses wird bei geringer Verdickung der Hofwand durch die von Russow beobachtete Einkrümmung des Kanalrandes noch mehr erhöht. Der dünne Rand der Schließhaut dehnt sich dabei ringsum elastisch aus, oder er war schon vorher breit genug, um sich der einen oder anderen Hofwand dicht anlegen zu können. Bei fehlendem oder zu kleinem Druckunterschied wird der Torus der Mündung des Kanals nur lose oder gar nicht angedrückt, und da der zarte Rand der Schließhaut für Wasser jedenfalls in hohem Grade permeabel ist, so kann die Filtration ganz ungehindert vonstatten gehen.

Wie groß der einseitige Überdruck sein muß, möge er nun von Luft oder Wasser ausgeübt werden[7]), um den Verschluß der Hoftüpfel zu bewirken, ist noch nicht sicher festgestellt. Da, wie schon Russow mitgeteilt hat, beim Austrocknen frischen Coniferensplintholzes stets Tüpfelverschluß eintritt, und zwar in der Weise, daß die Schließhäute nach dem Orte stärkster Luftverdünnung aspiriert erscheinen, so beträgt der hierzu erforderliche Überdruck jedenfalls weniger als eine Atmosphäre. Die Ansaugung der Schließhäute an die Tüpfelwand ist dabei eine so starke, daß sich die Tori napfartig in die Tüpfelkanäle hineinwölben. Von Pappenheim wurde auf Grund von Filtrationsversuchen berechnet, daß sich im Coniferenholz die meisten Tüpfel bei einem Überdrucke von 5 cm Quecksilber, d. i. ungefähr der 15. Teil einer Atmosphäre, schließen, doch kann von einer auch nur annähernden Genauigkeit solcher Angaben aus verschiedenen Gründen nicht die Rede sein. — Ein wirklich luft- und wasserdichter Abschluß kann durch das Ansaugen der Tori

begreiflicherweise nicht erzielt werden; die Filtrationsfähigkeit für Luft und Wasser wird, wie Pappenheim und Strasburger auch experimentell gezeigt haben, durch den Tüpfelverschluß nur sehr herabgesetzt.

In welcher Art nun die Hoftüpfel als Klappenventile beim Vorgange des Saftsteigens eingreifen, ist vorläufig noch nicht mit Sicherheit festgestellt. Strasburger erblickt in ihnen selbsttätige Mechanismen, durch welche die in entleerten Leitungsbahnen herrschende niedrige Gasspannung so lange mehr oder weniger unverändert erhalten bleibt, bis eine Neufüllung der Röhren möglich wird; so bleiben die entleerten Bahnen der Funktion der Wasserleitung erhalten, da sie bei reichlicherem Lufteintritt ihre Leitungsfähigkeit einbüßen würden. —

Gehen wir nun zu einer kurzen Besprechung des Vorganges der Wasserleitung und der Betriebskräfte über, die dabei wirksam sind, so haben wir zwischen kleinen, krautartigen Gewächsen und hohen Bäumen zu unterscheiden.

Bei niedrigen Kräutern und Stauden sind die Verhältnisse relativ einfach. Die osmotischen Kräfte, die im Wurzelsystem zur Geltung kommen und den sogenannten Wurzeldruck bewirken, sind groß und ergiebig genug, um das gesamte System der trachealen Bahnen von den Wurzeln bis in die Blattspitzen hinauf mit kontinuierlichen Wasserfäden zu füllen; sehr häufig ist dieser Druck sogar so groß, daß durch eigene Apparate, die Hydathoden, für die Entfernung des überschüssig aufgenommenen Wassers gesorgt werden muß, um eine Injektion der Durchlüftungsräume mit Wasser zu verhüten. Andererseits liegt das ganze Wasserleitungssystem auch im Bereiche der von den transpirierenden Blättern ausgehenden osmotischen Saugung, die wir als Transpirationssaugung bezeichnen.

Anders liegt aber die Sache bei den hochstämmigen Bäumen, auf die sich naturgemäß das Hauptinteresse in bezug auf die Frage des Saftsteigens konzentriert. Da in den Gefäßen und Tracheiden ihres Holzkörpers während der ganzen Vegetationsperiode zusammenhängende Wasserfäden meist nicht vorhanden sind, so taucht sofort eine Reihe von Schwierigkeiten auf, sobald wir uns über die näheren Vorgänge der Wasserleitung zu orientieren versuchen und die für die Hebung größerer Wassermengen auf beträchtliche Höhen erforderlichen Betriebskräfte ins Auge fassen.

Wenn die mit den Luft-Wasserketten gefüllten Gefäße und Tracheiden zu Bündeln vereinigt auftreten, so daß sie sich seitlich unmittelbar berühren, so ist bei der leichten Permeabilität der getüpfelten Röhrenwände für Wasser ein kontinuierlicher Wasserstrom an den in relativer Ruhe verharrenden Luftblasen vorüber leicht möglich, vorausgesetzt, daß die Luftblasen nicht zu lang sind. Diese verhalten sich dann, wie Schwendener sagt, gleichsam wie Inseln eines Flusses in der netzartig geteilten Strömung. Anders verhält sich aber die Sache, wenn sich die Wasserleitung in Gefäßröhren vollzieht, die ringsum an nicht leitende Gewebe grenzen, wie dies nach Strasburger bei Salix- und Ficusarten, ferner bei verschiedenen Leguminosen zutrifft. In solchen Fällen, an welche sich aber zweifellos alle jene Hölzer anschließen, in denen sich kontinuierliche Gefäßbahnen ausbilden, sind in bezug auf den Vorgang des Saftsteigens von vornherein verschiedene Möglichkeiten gegeben. Durch entsprechende

Betriebskräfte können die Luft-Wasserketten — sogenannte Jaminsche Ketten — als solche verschoben werden, wobei allerdings nicht zu übersehen ist, daß die Gefäße nur ausnahmsweise so lang sind, wie die Stämme und Zweige selbst. Zu dem Widerstande, den die Jaminschen Ketten selbst ihrer Verschiebung entgegensetzen, summiert sich also der sehr beträchtliche Widerstand, den die Luftblasen an den Enden der Gefäße bei ihrem Durchtritt durch die für sie sehr schwer permeablen Querwände erfahren. Noch viel schwieriger wäre natürlich diese Art der Bewegung in einem Tracheidensystem, weil hier die Anzahl der zu passierenden Scheidewände eine viel größere ist. — Die Wasserströmung könnte ferner in der Weise vor sich gehen, daß nicht die Jaminschen Ketten als solche verschoben werden, sondern daß, wie Vesque und namentlich Strasburger annehmen, ein seitliches Vorbeifließen des Wassers längs der Luftblasen stattfindet; zwischen der Röhrenwand und den Luftblasen müßte also eine dünne Wasserschicht vorhanden sein, welche die scheinbar isolierten Luftblasen miteinander verbindet. — Endlich ist aber auch möglich, daß, wie zuerst von Westermaier angenommen wurde, die an die Gefäße und Tracheiden angrenzenden lebenden Zellen des Holzparenchyms, eventuell der Markstrahlen, wie Saug- und Druckpumpen fungieren, welche den einzelnen Wassersäulen der Jaminschen Kette auf osmotischem Wege Wasser entziehen und dieses in höher gelegene Säulen, beziehungsweise Röhrenabschnitte wieder hineinpressen. — Natürlich sind auch mannigfache Kombinationen dieser verschiedenen Möglichkeiten nicht ausgeschlossen. Über mehr oder minder begründete Vermutungen und Hypothesen ist aber die Forschung bis jetzt in bezug auf alle diese Fragen nicht hinausgekommen.

Ebenso ist die Frage nach den Betriebskräften bei der Wasserleitung in hochstämmigen Bäumen noch immer ungelöst. Der Druck von unten, d. i. der Wurzeldruck reicht bei unseren Laubbäumen im Sommer nach Schwendener höchstens 1—2 m über die Erdoberfläche hinauf; auch ist die von ihm gelieferte Wassermenge zeitweilig nicht imstande, die Transpirationsverluste zu decken. Andererseits kann die durch die Transpiration eingeleitete osmotische Saugung zwar sehr beträchtliche Werte erreichen, allein es ist nach den eingehenden Berechnungen und Erwägungen, die Schwendener über das Verhalten der Jaminschen Luft-Wasserketten angestellt hat, nicht anzunehmen, daß die Transpirationssaugung über die dünneren Äste hinaus wirksam ist; sie wird voraussichtlich nur selten über die Basis der Krone herabreichen.

Wenn sonach im Bereich des Wurzelsystems und der untersten Stammteile der Wurzeldruck, im Bereich der Krone die Transpirationssaugung Betriebskräfte vorstellen, die die Hebung und Leitung des Wassers teilweise oder ganz bewirken, so frägt es sich jetzt, welche Betriebskräfte in dem zwischen Krone und Wurzelsystem eingeschalteten Stammstück wirksam sind, das ja oft eine sehr beträchtliche Höhe erreicht.

Es sind hauptsächlich zwei Hypothesen, die diese Frage beantworten wollen.

Von Askenasy, sowie von Dixon und Joly ist auf die große innere Kohäsion des Wassers hingewiesen worden, die es ermöglichen soll, daß sich die Transpirationssaugung aus der Krone bis in die Wurzeln hinein fortpflanzt. Wenn man selbst zugeben wollte, daß die durch die Transpiration eingeleitete

Saugwirkung so beträchtliche Werte erreichen kann, wie sie die Kohäsionshypothese fordert, so steht sie doch andererseits mit der Beobachtungstatsache in Widerspruch, daß sich in den Wasserleitungsröhren des Stammes keine kontinuierlichen Wasserfäden, sondern Luft-Wasserketten befinden. Die Kohäsionshypothese verlangt aber, um die unmittelbare Übertragung der Transpirationssaugung auf das Wurzelsystem zu erklären, daß die Gefäße kontinuierlich mit Wasser gefüllt sind. Wenn neuerdings von Renner und Holle, um über diesen Widerspruch hinwegzukommen, angenommen wird, daß im Holzkörper zweierlei Elemente auftreten, solche, die der Wasserspeicherung und andere, die der Wasserleitung dienen, so geraten die genannten Forscher mit anatomischen Beobachtungstatsachen in Konflikt. Es gibt Hölzer, in denen die Wasserleitungsbahnen nur aus Tracheiden bestehen (Coniferen) und solche, die nur Gefäße enthalten (Ficus, Salix, Leguminosen). Es liegt gar kein Grund vor anzunehmen, daß sich diese Tracheiden, beziehungsweise Gefäße, die, sofern die Wasserleitung in Betracht kommt, in bezug auf ihren histologischen Bau und ihre Wandbeschaffenheit keinerlei Unterschiede zeigen, physiologisch so verschieden verhalten sollten, wie Renner und Holle vermuten. Eine solche Annahme widerspricht dem Hauptsatze der physiologischen Pflanzenanatomie, daß nämlich mit verschiedenen physiologischen Funktionen ein verschiedener anatomischer Bau innig verknüpft ist.

Die zweite Hypothese, welche über die Betriebskräfte Rechenschaft zu geben versucht, die in dem zwischen Wurzeln und Krone befindlichen Stammstücke bei der Hebung des Wassers beteiligt sind, ist von Westermaier, Godlewski, Janse, Schwendener und Ursprung ausgebaut worden. Nach dieser Auffassung werden jene Betriebskräfte in noch nicht näher bestimmter Weise von den lebenden Zellen des Holzes geliefert, die ja stets als Holzparenchym- und Markstrahlzellen an die Gefäße und Tracheiden grenzen. Strasburger hat zwar diese Auffassung experimentell zu widerlegen versucht, indem er nachwies, daß giftige Lösungen (Kupfersulfat, Pikrinsäure), welche die lebenden Zellen des Holzes rasch töteten, tagelang in bis zu 20 m hohen Baumstämmen aufstiegen und bis in die transpirierende Krone gelangten. Eine Beweiskraft kommt diesen Versuchen, gegen die verschiedene Einwände zu erheben sind, nicht zu. Dagegen scheinen neuere Versuche von Ursprung die Annahme einer aktiven Mitwirkung lebender Zellen beim Saftsteigen zu bestätigen. Ursprung hat nämlich gefunden, daß nach Ausschaltung der lebenden Zellen durch teilweises Abbrühen, Ätherisieren oder starkes Abkühlen von Ästen und Stämmen die Wasserbewegung so stark beeinträchtigt wird, daß früher oder später Welken und Absterben der transpirierenden Blätter eintritt. Das gleiche Ergebnis haben Ursprung und Roshardt auch mit krautigen Pflanzen erzielt, so daß sie die obige (S. 298) Unterscheidung zwischen niederen, krautartigen Gewächsen und höheren, baumartigen Pflanzenformen nicht gelten lassen. Sie nehmen in allen Fällen die aktive Beteiligung lebender Zellen beim Saftsteigen an. So bemerkenswert die Versuchsresultate Ursprungs und Roshardts sind, so kann ich sie doch mit Dixon, Jost, Czapek u. a. nicht für vollkommen beweisend ansehen. Durch das Abtöten verschieden langer Ast- oder Stengelstücke werden zu viele neue, unnatürliche und zum Teil unübersehbare Bedingungen geschaffen, die eindeutige Versuchsergebnisse ausschließen.

3. Die verschiedene Verwendung von Gefäßen und Tracheiden.

Obgleich zwischen Gefäßen und Tracheiden in bezug auf Länge und Weite mancherlei Übergänge vorhanden sind, so ist es doch eine vollkommen berechtigte Frage, ob wohl der bei den Angiospermen so deutlich ausgesprochenen Differenzierung des Wasserleitungssystems in Gefäße und Tracheiden auch eine verschiedene Verwendung dieser Elementarorgane entspricht. Die anatomische Untersuchung gibt hierauf eine bestimmte, unzweideutige Antwort: sobald überhaupt die angegebene Differenzierung eintritt, dienen, wie bereits Schwendener bemerkt hat, die Gefäße vorwiegend der Wasserlieferung auf größere Entfernungen, die Tracheiden dagegen in erster Linie lokalen Bedürfnissen. Am deutlichsten tritt uns diese verschiedene Verwendung in den typischen Blatt- und Stengelorganen entgegen. Die in den Stengeln verlaufenden Hauptbahnen des Saftstroms bestehen vorwiegend oder ausschließlich aus Gefäßen, die seitlichen Abzweigungen dieser Hauptbahnen, welche in den Laubblättern ein dichtes Netz bilden, um das grüne Blattgewebe möglichst gleichmäßig mit Wasser zu versorgen, werden hauptsächlich oder ausschließlich von Tracheiden gebildet. Dasselbe gilt vielfach auch für die seitlichen Anastomosen der Gefäßbahnen benachbarter Leitbündel oder des sekundären Holzkörpers (z. B. der Eiche).

Die Gefäße charakterisieren sich gegenüber den Tracheiden nicht nur durch ihre mehr oder minder bedeutende Länge als die Hauptbahnen der Wasserleitung; auch ihre durchschnittlich größere Weite steht damit im Zusammenhang. Einzelne Ausnahmen können diese Regel nicht umstoßen. So wurde bereits bei früherer Gelegenheit auf die ausnehmend langen und weiten Tracheiden in den Stengeln und Blattstielen von Musa und Canna, sowie von Nelumbium hingewiesen.

Die durch die Ausbildung von Gefäßen und Tracheiden gekennzeichnete Arbeitsteilung entspricht selbstverständlich einer höheren Organisationsstufe. Dementsprechend finden wir, daß bei den Moosen die wasserleitenden Elementarorgane ausschließlich rudimentäre Tracheiden sind; ebenso sind bei den Pteridophyten mit wenigen Ausnahmen (Pteris aquilina, Wurzel von Athyrium filix femina) nur Tracheiden gefunden worden. Bei den Coniferen enthalten selbst die Hadromteile der primären Gefäßbündel des Stammes bloß Tracheiden. Der sekundäre Holzkörper dieser Pflanzen besitzt gleichfalls nur »Fasertracheiden«. Erst bei den Dikotylen werden die typisch ausgebildeten Gefäße auch im sekundären Holze häufiger und sind bei Weiden, Ficusarten und verschiedenen Leguminosen sogar die alleinigen Wasserbahnen.

Von verschiedener Seite ist die Vermutung ausgesprochen worden, daß die Arbeitsteilung zwischen Gefäßen und Tracheiden auf Wasserspeicherung einerseits und Wasserleitung andererseits beruhe. Dem widerspricht vor allem die soeben erwähnte Tatsache, daß in manchen Hölzern nur Tracheiden, in anderen nur Gefäße vorkommen.

4. Die Ausbildung des Wasserleitungssystems bei verschiedenen Ansprüchen an sein Leitungsvermögen[8]).

Je größer die Transpiration einer Pflanze ist, desto größere Ansprüche werden natürlich an das Leitungsvermögen ihres Wasserleitungssystems gestellt.

Durch Vermittelung der Transpiration sind demnach Größe und Zahl der Laubblätter, ferner auch Klima und Standort für die quantitative und qualitative Ausbildung der Gefäße und Tracheiden von maßgebender Bedeutung. Endlich beeinflussen auch gewisse Besonderheiten der Lebensweise oder des architektonischen Aufbaues die Ausbildung der Wasserbahnen.

Die im allgemeinen selbstverständliche Abhängigkeit der Zahl und Weite der Wasserbahnen von der Größe der transpirierenden Laubflächen macht sich, wie von Jost auf experimentellem Wege gezeigt wurde, auch in der Entwickelung des einzelnen Individuums zuweilen in sehr auffallender Weise geltend. Wenn man an Keimpflanzen von Phaseolus multiflorus eines der beiden Primordialblätter oder auch höher stehende Laubblätter, und eventuell auch noch eine oder mehrere Achselknospen, vor ihrer Entfaltung, im jugendlichen Zustand entfernt, so bleiben im Stengel die in die abgeschnittenen Blätter und Knospen ausbiegenden Gefäßbündel, speziell deren wasserleitende Röhren, rudimentär. Ähnliche Resultate erzielte Jost auch mit Keimpflanzen von Helianthus annuus und Vicia faba. Es findet hier also eine zweckmäßige Selbstregulation statt. Das Ausbleiben der Entwickelung von Transpirationsflächen hemmt rechtzeitig die Ausbildung der betreffenden Leitungsbahnen im Stengel.

Wenn die Herabsetzung bzw. Aufhebung der Transpiration nicht durch Entfernung der transpirierenden Organe, sondern durch Erhöhung der Luftfeuchtigkeit oder durch vollständiges Eintauchen in Wasser erzielt wird, so kommt es gleichfalls zu einer schwächeren Ausbildung des Wasserleitungssystems. Dies beobachtete z. B. Kohl bei Untersuchung des Stengelbaues von in feuchter und trockener Atmosphäre gezogenen Individuen von Lamium album, Isopyrum thalictroides, Aster chinensis und Lycopus europaeus. Eine gleichfalls bedeutende Plastizität fand Schenck bei Cardamine pratensis; submers wachsende Individuen dieser Landpflanze besitzen in ihren Stengeln ein auffallend stark reduziertes Wasserleitungssystem. Daß sich bei wirklich amphibischen Pflanzen die gleiche Plastizität bemerkbar macht, ist leicht begreiflich.

Die weitgehendste Rückbildung der trachealen Wasserbahnen läßt sich natürlich in submers lebenden Wasserpflanzen beobachten. Bei der Mehrzahl dieser Gewächse findet in den jungen Stengelteilen zwar eine Anlegung von Ring- und Spiralgefäßen statt, allein dieselben gehen sehr bald auf lange Strecken vollständig zugrunde, und an ihre Stelle tritt ein Interzellularkanal. So verhält sich die Sache z. B. bei verschiedenen Potamogetonarten, bei Zanichellia, Althenia, Cymodocea u. a. Bloß in den Knoten bleiben die Gefäße erhalten. Bei Elodea canadensis werden 1—2 axile Gefäße angelegt; bei Beginn der Streckung verschwinden sie überall, auch in den Knoten. Bei Ceratophyllum findet nach Sanio nicht einmal eine Anlage von Gefäßen statt. Bemerkenswert ist, daß die eiweißleitenden Organe von dieser Rückbildung durchaus nicht in Mitleidenschaft gezogen werden. Die Leitung der Eiweißsubstanzen vollzieht sich eben unabhängig von dem Medium, in dem die Pflanze vegetiert.

Daß bei den meisten submers lebenden Phanerogamen in den jugendlichen Internodien doch noch Gefäße angelegt werden, könnte als eine Vererbungserscheinung betrachtet werden, da ja die untergetauchten phanerogamen Wasserpflanzen sicher von Landpflanzen abstammen. Doch ist es nicht wahrscheinlich, daß die spärlichen Gefäße der jungen Stengelteile vollständig funktionslos

sind. Das häufige Auftreten von sog. Wasserspalten und anderen Öffnungen über den Bündelenden der Blätter macht es von vornherein schon wahrscheinlich, daß in jenen Gefäßen tatsächlich eine Saftbewegung stattfindet. Offenbar wird durch die erwähnten Öffnungen Flüssigkeit, Blutungssaft ausgepreßt, was zum Teil der Beförderung von Nahrungsstoffen, zum Teil der Entfernung von Endprodukten des Stoffwechsels dienen mag.

So wie verringerte sprechen sich auch gesteigerte Ansprüche an die Leitungsfähigkeit des wasserleitenden Röhrensystems in seiner Ausbildung deutlich aus. Ein lehrreiches Beispiel bilden in dieser Hinsicht die Schling- und Kletterpflanzen. Für den Bau des Leitungssystems ist hier, wie Westermaier und Ambronn gezeigt haben, der Umstand maßgebend, daß die Leitungsbahnen stark eingeengt und dabei sehr lang sind. Es ergibt sich daraus die Notwendigkeit einer möglichst vollständigen Beseitigung aller Hindernisse, die einer raschen Stoffleitung im Wege stehen. Beim Wassertransport in den Gefäßen handelt es sich nun behufs einer schnelleren Fortbewegung um eine möglichste Verringerung der Adhäsion des Wassers an den Gefäßwänden. Am zweckmäßigsten wird eine solche Verminderung der Adhäsion durch die Vergrößerung des Querschnittes der leitenden Kanäle erreicht; denn bei gleichbleibender Höhe eines Zylinders wächst die Mantelfläche desselben proportional dem Radius, der Inhalt dagegen proportional dem Quadrate des Radius der Grundfläche. Nun ist es eine schon längst bekannte Eigentümlichkeit der Schling- und Kletterpflanzen, daß ihre Stengel und Stämme im Vergleich zu jenen der aufrecht stehenden Pflanzen sehr weite Gefäße besitzen; sie können schon makroskopisch mit Leichtigkeit beobachtet werden. In nachstehendem sind die durchschnittlichen Durchmesser der größeren Gefäße einiger Schling- und Kletterpflanzen (nach Westermaier und Ambronn) verzeichnet; des Vergleiches halber sind einige Angaben über die Weite der Gefäße im Holze mehrerer unserer Laubbäume (nach Wiesner) daneben gestellt.

	Mikromill.		Mikromill.
Hypanthera guapeva	600—700	Eiche	200—300
Calmus Rotang	350	Ulme	158
Anisosperma Passiflora . . .	300	Esche	140
Passiflora laurifolia	200	Birke	85
» edulis.	200	Erle	76
Glycine sinensis.	200	Linde	60
Aristolochia spec.	140	Birnbaum	40
Serjania spec.	120	Buchsbaum	28

In jüngeren Zweigen sind die Gefäße enger als in den späteren Zuwachszonen, was sich wohl aus dem Umstand erklärt, daß in den ersteren die Leitung des Wassers nicht auf so weite Entfernungen hin stattfindet.

Der auf diesen biologischen Verhältnissen beruhende Unterschied in der Weite der Gefäße ist besonders auffällig, wenn man Stammquerschnitte von kletternden oder schlingenden und aufrechten Formen derselben Gattung betrachtet. So erreicht z. B. bei Galium Aparine der Gesamtquerschnitt der größeren Gefäße das 6fache desjenigen bei Galium verum. Selbst an verschiedenen Organen von ein und derselben Pflanze sind solche Unterschiede wahrnehmbar. Man vergleiche z. B. die Weite und die Anzahl der Gefäße in

den Ranken und in den blatttragenden Zweigen von Vitis vinifera. Die Verschiedenheiten bezüglich der Ansprüche an das Wasserleitungsvermögen dieser Organe können anatomisch nicht auffallender zum Ausdruck kommen. Ein Blick auf die nachstehende Abbildung (Fig. 131) beweist dies mit hinreichender Deutlichkeit.

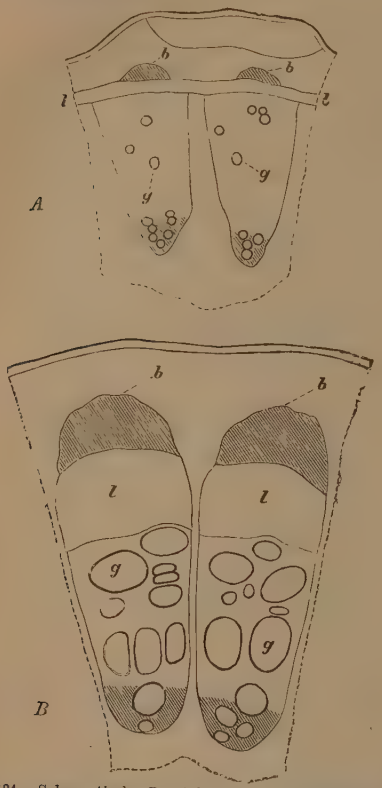


Fig. 131. Schematische Darstellung des Unterschiedes im anatomischen Bau der Ranken und der blatttragenden Zweige von Vitis vinifera. (Beide Figuren sind mittels des Zeichenprismas entworfen.) *A* Partie aus dem Querschnitt durch eine ausgebildete Ranke. *B* Partie aus dem Querschnitt durch einen einjährigen Zweig. In beiden Figuren bezeichnet *l* das Leptom, *g* die Gefäße, *b* die Baststränge; die innenseitigen schraffierten Partien bezeichnen die primären Hadromteile (Markkrone). Vgl. den Text.

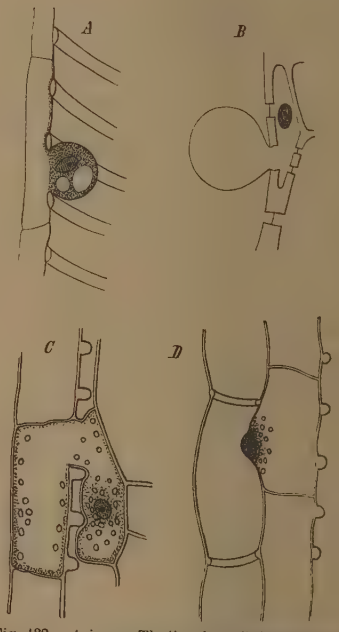


Fig. 132. *A* junge Thylle eines Spiralgefäßes im Blattstiel von Monstera deliciosa. *B* Thylle eines Tüpfelgefäßes in einem Zweige von Robinia pseudacacia. *C* ältere, *D* in Anlage begriffene Thylle eines Ring- und Spiralgefäßes im Blattstiel von Cucurbita maxima.

5. Die Thyllen[9]).

Die Lumina der Wasserleitungsröhren werden häufig auf kleinere oder größere Strecken hin von blasigen Aussackungen der angrenzenden Parenchymzellen mehr oder minder dicht erfüllt. Dies sind die sog. Thyllen, deren Entwickelungsgeschichte zuerst von Hermine von Reichenbach verfolgt und klargelegt worden ist. Gewöhnlich sind es die Schließhäute einseitiger Hoftüpfel, in Ring- und Spiralgefäßen umschriebene Membranstücke zwischen zwei

Ringleisten, bzw. zwei Windungen der Spiralfaser, die sich durch Flächenwachstum in das Innere des Gefäßes einstülpen (Fig. 132). Eine einzelne Parenchymzelle kann eine oder auch mehrere Thyllen bilden. Ihr Inhalt besteht, solange sie leben, aus Zellsaft und Protoplasma, worin oft der eingewanderte Kern der Parenchymzelle enthalten ist. Die Wände der Thyllen bleiben meist dünn und sind, wenn benachbarte Thyllen miteinander verwachsen, in der Regel mit korrespondierenden Tüpfeln versehen. Schon Reichenbach hat angegeben, daß sich die Thylle nur selten durch eine Scheidewand von der betreffenden Parenchymzelle abgliedert. Molisch hat eine solche Trennung nur bei Cuspidaria pterocarpa und Robinia feststellen können. Mehrzellige Thyllen von haarförmiger Gestalt hat Hans Winkler bei Jacquemontia violacea beobachtet. In der Regel sind aber die Thyllen nur Aussackungen der betreffenden Parenchymzellen, nicht aber selbständige Zellen.

Die Funktion der Thyllen scheint keine einheitliche zu sein. Da sie besonders häufig unter den Schnittflächen von Aststümpfen und an den beiderseitigen Enden von Stecklingen auftreten, und zwar in so reichem Maße, daß sie sich gegenseitig abplatten und das Gefäßlumen streckenweise lückenlos ausfüllen, so kann in diesen Fällen ihre zuerst von Boehm ausgesprochene Deutung als Verstopfungseinrichtungen mechanisch verletzter Wasserbahnen nicht wohl bezweifelt werden. Auch die im Kernholz oder im alternden Splint des sekundären Holzkörpers ohne vorausgegangene Verletzung auftretenden Thyllen haben augenscheinlich die gleiche Aufgabe. Wenn die Thyllen ihre Wände sklerenchymatisch verdicken, wie bei Piratinera guianensis und Mespilodaphne Sassafras, dienen sie offenbar zur Erhöhung der Festigkeit des Kernholzes. Wenn sie gleich den Parenchymzellen Stärkekörner enthalten, fungieren sie, wie schon Reichenbach betont hat, als stärkespeichernde Organe. So sind z. B. in den Rhizomen von Aristolochia Clematitis und Serpentaria die Thyllen im Winter so stärkereich, daß die Gefäße auf kurze Strecken ganz vollgepfropft erscheinen. — Alle diese für die betreffenden Fälle gewiß berechtigten Annahmen betreffs der Funktion der Thyllen erklären aber noch nicht ihr häufiges Auftreten in den unverletzten Gefäßen krautartiger Pflanzen und auch mancher Holzgewächse, wobei die Thyllen so klein bleiben, daß sie sich nicht berühren und daher auch nicht als Verstopfungseinrichtungen dienen können; auch findet ja in den Thyllen durchaus nicht immer Stärkespeicherung statt. In solchen Fällen dürften, wie ich vermute, die Thyllen auf irgendeine Weise in den Prozeß der Stoffleitung eingreifen, indem sie die Berührungsflächen der Parenchymzellen und der Gefäße vergrößern. So könnten sie z. B. das Zustandekommen des Blutungsdruckes in den Gefäßen beschleunigen, Zucker in diese hineinpressen, oder umgekehrt gleich Haustorien, denen sie gleichen, dem Transpirationsstrome gewisse darin gelöste Stoffe entziehen. Für eine derartige Funktion spricht auch der Umstand, daß nach Reeß die Thyllenbildung in mehrjährigen Gefäßen oft längere Zeit hindurch andauert; es hat den Anschein, als sollten die alten funktionsuntüchtig gewordenen Thyllen durch neue ersetzt werden. Die anatomisch-physiologische Untersuchung der Thyllen ist demnach noch keineswegs als abgeschlossen zu betrachten.

B. Die Leitung der Assimilationsprodukte.

Wenn der erste Schritt zur Differenzierung des Leitungssystems der Landpflanzen in der Bildung gesonderter Bahnen für den Transport des Wassers und der plastischen Baustoffe bestand, so finden wir auf der zweiten Stufe die Arbeitsteilung noch weiter vorgeschritten: es findet eine Trennung der leichter diosmierenden Assimilate von den schwerer diosmierenden statt, und dementsprechend differenzieren sich auch die Leitungsbahnen dieser Körper. In die erste Gruppe gehören die Kohlehydrate und das aus der Spaltung der Eiweißsubstanzen hervorgegangene Asparagin, wozu sich wahrscheinlich noch andere Amide gesellen. Die Wanderung dieser Stoffe erfolgt im Leitparenchym. Die zweite Gruppe umfaßt die verschiedenen Eiweißsubstanzen, deren Transport bei den höher entwickelten Pflanzen hauptsächlich in den Siebröhren, zum Teil wohl auch in den Cambiformzellen vor sich geht. Im wesentlichen die gleichen Bahnen schlägt bei Pangium edule auch die Blausäure ein, die nach den Untersuchungen Treubs bei dieser Pflanze das erste nachweisbare stickstoffhaltige Assimilationsprodukt vorstellt. — Eine besondere Stellung nehmen endlich die Milchröhren ein, da in diesen beiderlei Assimilate geleitet werden, und da sie überdies als Exkretbehälter fungieren.

1. Das Leitparenchym.

Unter der Bezeichnung »Leitparenchym« sollen hier jene parenchymatischen Zellenzüge von im wesentlichen gleicher Funktion zusammengefaßt und gemeinschaftlich charakterisiert werden, die in den Blattspreiten die Parenchymscheiden der Gefäßbündel und das Parenchym der »Nerven«, in Blattstielen und Stengeln vorzugsweise das Rindenparenchym, in den Leptom- und Hadromteilen der primären Gefäßbündel den typisch parenchymatischen Anteil bilden. In physiologischer Hinsicht repräsentieren die angeführten Parenchymgewebe insofern eine Einheit, als sie hauptsächlich zur Leitung der stickstofflosen Assimilate, besonders der Kohlehydrate (Zuckerarten, Wanderstärke) bestimmt sind[10]).

Die Elemente des Leitparenchyms sind mehr oder minder gestreckte, dünnwandige, im Hadrom gewöhnlich verholzte, mit einem lebenden Plasmakörper versehene Zellen, deren Querwände behufs einer leichteren Stoffleitung häufig mit einfachen Tüpfeln versehen sind. In den Dikotylenlaubblättern besitzen die Zellen der Parenchymscheiden nicht selten seitliche Arme, woran sich die zuleitenden Schwammparenchymzellen anschließen. Als Inhalt tritt, abgesehen von einem Plasmaschlauch, im Zellsaft gelöster Zucker oder feinkörnige, transitorische Wanderstärke auf. Sehr häufig enthalten die Leitparenchymzellen Chlorophyllkörner; doch ist ihre Assimilationstätigkeit wohl in allen Fällen nicht bedeutend und trägt bloß den Charakter einer Nebenfunktion an sich. Viel ausgesprochener ist häufig eine andere Nebenfunktion des Leitparenchyms, die der Stoffspeicherung nämlich, welche zur Zeit der Vegetationsruhe, wenn die Stoffleitung sistiert ist, sogar zur Hauptfunktion werden kann.

2. Die Cambiformzellen.

Die Cambiformzellen sind langgestreckte, zartwandige Zellen mit prosenchymatisch zugespitzten oder zugeschärften Enden und mehr oder minder

stark entwickeltem Plasmakörper (Fig. 136). Sie weichen in typischer Ausbildung von den Cambium- bzw. Procambiumzellen, aus denen sie sich entwickelt haben, nur wenig ab, und diese Ähnlichkeit kommt auch in ihrer Bezeichnung zum Ausdruck. Ihre Wände sind namentlich an den Zellenden stark getüpfelt; ferner deutet entsprechende Tüpfelung an, daß sie auch mit benachbarten Leitparenchym- und Geleitzellen im Stoffverkehr stehen. Häufig werden die Cambiformzellen durch nachträgliche Querwände geteilt, bzw. gefächert und sind dann durch mancherlei Übergangsformen mit typischem Leitparenchym (Leptomparenchym) verbunden[11]).

Über die Funktion der Cambiformzellen ist noch wenig bekannt. Ob sie leichter diosmierende Eiweißsubstanzen auf größere Strecken hin leiten, ist ungewiß, doch ziemlich wahrscheinlich. Überdies dürften sie bei der Zu- und Abfuhr der Eiweißstoffe zu den Siebröhren und von denselben eine Rolle spielen. Wenn sie in ihrer Ausbildung dem Leitparenchym sich nähern, sind sie wohl auch an der Leitung der Kohlehydrate beteiligt.

3. Die Siebröhren[12]).

Die Siebröhren entstehen aus Längsreihen von gestreckten Zellen, die auch noch späterhin als Röhrenglieder deutlich unterscheidbar sind. Die Länge der einzelnen Glieder schwankt innerhalb weiter Grenzen; die längsten (2 mm und darüber) wurden bei verschiedenen Schling- und Kletterpflanzen beobachtet. Auch die Weite der Siebröhren erreicht bei diesen Gewächsen ihr Maximum (0,02—0,08 mm). Die einzelnen Glieder der Siebröhren sind voneinander in den primären Gefäßbündeln gewöhnlich durch quergestellte, im sekundären Leptom der Dikotylen und Gymnospermen dagegen durch sehr schief gestellte Wandungen getrennt. An diesen treten die Siebplatten auf, die entwickelungsgeschichtlich nichts anderes sind, als eigentümlich umgestaltete Schließhäute sehr großer Tüpfel. Ist die Querwand annähernd horizontal gestellt, so wandelt sie sich bis auf eine schmale Randzone in ihrer ganzen Ausdehnung zur Siebplatte um (Fig. 133, 134). Bei schiefer Stellung der Trennungswand treten aber mehrere Siebplatten übereinander auf; sie sind von quergestreckter Form und wechseln mit schmalen Wandungsstreifen ab (Fig. 135). In verschiedener Verteilung kommen Siebplatten auch an den Seitenwänden der Röhrenglieder vor, wo diese an andere Siebröhren grenzen.

Auf der Schließhaut des Siebtüpfels wird durch lokale Wandverdickung ein feines Gitterwerk gebildet. Die Maschen dieses Gitterwerkes, die Siebfelder, werden bei den Gymnospermen von Plasmaverbindungen durchsetzt, die sich in Schleimfäden umwandeln. Bei den Angiospermen dagegen werden die als Siebfelder erscheinenden Teile der Schließhaut vollständig aufgelöst: die Siebplatte ist von runden oder polygonalen Poren dicht und gleichmäßig besät. Die Siebröhren der Gymnospermen sind also den Tracheiden, die Siebröhren der Angiospermen dagegen als Zellfusionen den Tracheen vergleichbar. Die Weite der einzelnen Siebporen ist im Minimum kaum größer als der Querdurchmesser jener engen Porenkanäle, welche die Schließhäute der einfachen Tüpfel durchziehen. Im Maximum dagegen werden die Siebporen bis zu 5 Mikromillimeter weit (Cucurbita, Lagenaria), und auch in dieser Hinsicht zeichnen sich die Siebröhren der Schling- und Kletterpflanzen besonders aus.

Die Siebplatten werden früher oder später von einer eigentümlichen, stark lichtbrechenden Substanz eingehüllt, die man mit Hanstein als Callus zu bezeichnen pflegt. Die Callussubstanz (Callose) charakterisiert sich in chemischer Hinsicht durch ihre Unlöslichkeit in Kupferoxydammoniak, ihre Löslichkeit in Sodalösung und 1%iger kalter Kalilauge. Durch Chlorzinkjod wird sie rotbraun, durch Anilinblau glänzend blau gefärbt. Der Callus liegt nicht nur in Form zweier Platten den beiderseitigen Flächen der Siebplatte an, sondern bildet auch eine Auskleidung der Porenwände (Fig 136 *ca*); so können die Poren des Siebes verengert und unter Umständen auch ganz geschlossen werden. Durch die leichte Löslichkeit der Callusmasse ist aber die Möglichkeit gegeben, enge Poren wieder zu erweitern oder geschlossene zu öffnen. Der Callus stellt also, wie schon von Wilhelm hervorgehoben wurde, bei manchen Pflanzen

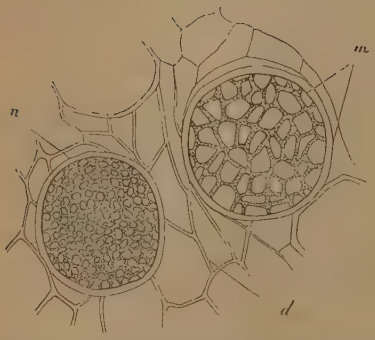


Fig. 133. Teil eines Querschnittes durch ein Gefäßbündel von Lagenaria vulgaris. *m* weitmaschige, *n* engporige Siebplatte, die ganze horizontale Endfläche eines Siebröhrengliedes einnehmend. Vergr. 375. (Nach de Bary.)

Fig. 134. Große Siebröhre von Lagenaria vulgaris im Längsschnitt, nach Einwirkung von Alkohol und Jodlösung. *y* Siebplatte. *r* kontrahierter Inhaltsschlauch. Vergr. 375. (Nach de Bary.)

eine Vorrichtung vor, die eine je nach Bedarf verschiedene Weite der Poren ermöglicht. So wird z. B. vor Eintritt der Winterruhe zuweilen ein vollständiger Verschluß der Siebporen bewerkstelligt und damit jede Massenbewegung in den Röhren sistiert. Im Frühjahr wird dann der Callus wieder gelöst, die Siebplatte wieder geöffnet. Dies ist z. B. bei Vitis und anderen dikotylen Holzgewächsen, sowie in den Rhizomen verschiedener Monokotylen der Fall. Bei den meisten Pflanzen bewirkt allerdings der Callus einen definitiven Verschluß der Siebporen, indem er sich erst in alternden Siebröhren ausbildet, bevor diese ihre Tätigkeit einstellen.

Im jugendlichen Zustande sind die noch geschlossenen Siebröhrenglieder mit einem mehr oder minder kräftigen protoplasmatischen Wandbeleg und großem Zellkern versehen. Der Zellsaftraum enthält wässerige, nicht gerinnbare Flüssigkeit.

Dann treten im Plasmabelege glänzende, homogene Schleimtropfen auf, die aus Eiweißsubstanz bestehen. Bei den Cucurbitaceen werden sie noch vor der vollständigen Ausbildung der Siebröhren gelöst, bei anderen Pflanzen bleiben sie erhalten. In den Siebröhren von Robinia pseudacacia und anderen Leguminosen ist der Eiweißschleim nach Strasburgers Beobachtungen in Form eines großen ellipsoidischen Klumpens meist in der Mitte des Röhrengliedes an zwei dünnen Fäden suspendiert, die beiderseits nach den Siebplatten verlaufen. Der protoplasmatische Wandbeleg bleibt in den ausgebildeten Siebröhren erhalten und

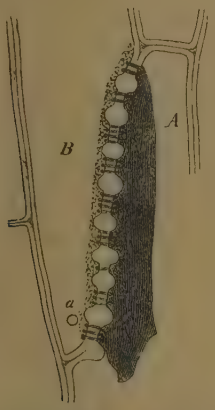


Fig. 135. Tangentialschnitt durch die leiterförmige Scheidewand zweier Siebröhrenglieder *A* und *B* von Vitis vinifera. In *a* der durch Alkohol geschrumpfte, dichte Schleimpfropf, durch alle Siebporen nach *B* hinüber stumpfe Fortsätzchen sendend. *a* ein Stärkekörnchen. Vergr. 600. (Nach de Bary.)

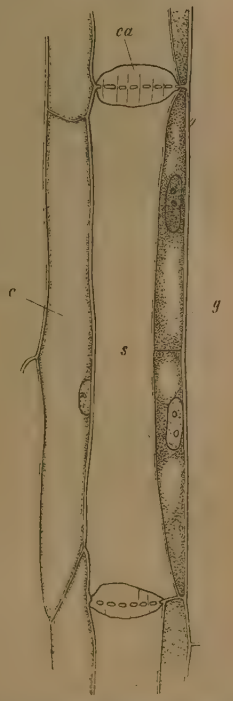


Fig. 136. Teil eines Längsschnittes durch das Leptom des Stengels von Ecballium Elaterium. *c* Cambiformzelle. *s* Siebröhre. *ca* der Siebplatte aufgelagerter Callus. *g* Geleitzellen.

kleidet zweifellos auch die Porenwände der Siebplatten aus, so daß die Plasmabelege benachbarter Röhrenglieder miteinander verbunden sind. Die Zellkerne werden nach Strasburger u. a. schon während der Ausbildung der Röhrenglieder desorganisiert und gänzlich aufgelöst, was aber von E. W. Schmidt neuerdings bestritten wird. Dagegen sind im Wandbeleg häufig Leukoplasten eingebettet, welche mit Jod sich weinrot färbende Stärkekörnchen enthalten. Der Saftraum der ausgebildeten Siebröhrenglieder ist von einer klaren, mehr oder minder konzentrierten Eiweißlösung erfüllt, die bei den Cucurbitaceen von einer schleimigen Beschaffenheit ist. Über ihre Verteilung in den intakten Siebröhren kann man sich, wie A. Fischer gezeigt hat, nur dann eine richtige Vorstellung verschaffen, wenn man die unverletzten Pflanzenteile in heißem Wasser abbrüht. Dann sieht man, daß der geronnene Eiweißschleim das ganze Lumen der Röhrenglieder gleichmäßig erfüllt und auch die Siebporen durchzieht. Wenn man aber, wie dies bis dahin geschehen war, Schnitte

aus lebenden Stengelteilen untersucht, so findet man, da vorher eine teilweise Entleerung der Röhrenglieder stattgefunden hat, bloß über jeder Siebplatte eine Schleimansammlung vor, sei es in Gestalt einer dünnen Platte oder eines ziemlich hohen Pfropfes (»Schlauchköpfe«). Bei den meisten Pflanzen ist aber der Eiweißgehalt des Siebröhrensaftes geringer, so daß beim Abbrühen keine auffallenden Gerinnungserscheinungen zu beobachten sind.

Wenn wir von den in einem besonderen Kapitel zu besprechenden Thallophyten absehen, so treten uns schon bei den höchst entwickelten Laubmoosen, den Polytrichaceen, im rudimentären Leptom des Stengelleitbündels siebröhrenartige Zellreihen entgegen. Durch ihre verbreiterten Enden erinnern diese mit eiweißreichen Plasmakörpern versehenen Zellen an die Siebröhrenglieder der primären Angiospermenleitbündel. Die zarten Scheidewände sind zwar nicht als typische Siebplatten entwickelt, auch wird kein Callus gebildet; doch ist es nicht unwahrscheinlich, daß äußerst feine Siebporen in großer Anzahl tatsächlich vorhanden sind, da bei der Plasmolyse der Plasmakörper sich von der Querwand nur sehr selten loslöst und offenbar sehr fest an dieser haftet. Bei den Pteridophyten sind die Siebplatten nach Poirault nur von sehr engen Porenkanälen durchzogen, wie sie sonst in den Schließhäuten gewöhnlicher Tüpfel auftreten; bei Angiopteris und Ophioglossum konnte Poirault ihr Vorhandensein mit Sicherheit feststellen. Auch bei den Gymnospermen sind, wie schon oben erwähnt wurde, die von einem Gitterwerk bedeckten Schließhäute der Siebtüpfel nur von sehr engen Porenkanälen durchsetzt; es kommt noch nicht zur Auflösung der Siebfelder, wie bei den Angiospermen.

Es ist begreiflich, daß über die physiologische Funktion so charakteristisch gebauter Organe wie der Siebröhren schon oftmals Ansichten und Mutmaßungen geäußert worden sind. Die verbreitetste Ansicht, welche zuerst von Nägeli ausgesprochen wurde, kennzeichnet die Siebröhren als Leitungsorgane für den Transport schwer diosmierender Substanzen, speziell der Eiweißstoffe[13]).

In neuerer Zeit hat Czapek experimentell nachzuweisen versucht, daß die Siebröhren auch mit der Leitung der Kohlehydrate betraut seien, so daß sie die Hauptmasse der stickstoffhaltigen wie der stickstofflosen Assimilate zu leiten hätten[14]). Doch können seine Versuchsergebnisse auch anders gedeutet werden; sie sprechen keineswegs gegen die Richtigkeit der von Schimper, mir u. A. vertretenen Annahme, daß die Kohlehydrate hauptsächlich im Leitparenchym transportiert werden. Es liegt in der Tat kein triftiger Grund vor, die Auffassung Nägelis aufzugeben, wonach die Siebröhren in erster Linie eiweißleitende Organe sind.

In anatomischer Hinsicht ist zunächst zu erwähnen, daß sich Bau und Gestalt der Siebröhren, vor allem die Perforation der Siebplatten, am ungezwungensten aus ihrer eben angegebenen Funktion erklären lassen. Würde es sich in den Siebröhren um Leitungsbahnen handeln, in denen vor allem Kohlehydrate, Zuckerarten befördert werden, so wäre die Ausbildung von Siebplatten überflüssig, da die Zuckerarten auch durch nicht perforierte Zellwände leicht permeiren. Wenn gegen die Eiweißleitung der Einwand erhoben wurde, daß die Kanälchen, welche die Siebplatten durchsetzen, bei vielen Pflanzen so enge

sind, daß der in den Siebröhren herrschende Druck wohl nicht ausreiche, um »Plasma« durch die Kanälchen zu pressen, so ist darauf zu erwidern, daß eben nicht »Plasma« durchgepreßt wird, sondern eine meist dünnflüssige Eiweißlösung. Wo es sich, wie bei den Cucurbitaceen, um einen Eiweißschleim handelt, da sind die Löcher der Siebplatten auch viel weiter. — In sehr ausgesprochenem Maße spricht auch der Verlauf der Siebröhren für ihre eiweißleitende Funktion. Gleich den Organen der Wasserleitung durchziehen die Siebröhren in ununterbrochenem Verlaufe sämtliche Pflanzenorgane, die auf Eiweißzufuhr Anspruch erheben, oder zwischen den Hauptstätten der Eiweißbildung, wahrscheinlich den Laubblättern, und den Verbrauchsorten gelegen sind. Es stellt sich dabei heraus, daß die Querschnittsgröße der Leptomstränge, die annähernd auf die Zahl der Siebröhren schließen läßt, ungefähr gleichen Schritt hält mit den Ansprüchen, die an das Leitungsvermögen des betreffenden Organs für Eiweißstoffe gestellt werden. Man vergleiche beispielsweise den Querschnitt einer Ranke und eines blatttragenden Zweiges der Weinrebe: das Leptom des letzteren ist auch relativ ungleich mächtiger ausgebildet (Fig. 131). Wenn man andererseits das Leptom eines vegetativen Stengels oder Zweiges mit dem gleichnamigen Gewebe einer Infloreszenzachse oder eines Blütenstieles derselben Pflanze vergleicht, so macht sich die gesteigerte Eiweißzufuhr zum Zweck der Pollen- und Samenbildung sehr häufig durch eine entsprechende Verbreiterung der Leitungsbahnen, d. i. der Leptombündel, geltend. Es sei hier in dieser Hinsicht nur ein Beispiel angeführt. Setzt man die Querschnittsgröße des Leptoms eines einjährigen vegetativen Haselnußzweiges (Corylus Avellana) = 100, so war in einem gegebenen Falle die Querschnittsgröße dieses Gewebes in der zwei männliche Blütenkätzchen tragenden Achse = 146. Bemerkenswert ist beispielsweise auch, daß in den Wänden der für Insektenfang und -verdauung eingerichteten Nepentheskannen die Siebröhren auffallend zahlreich und weitlumig sind. — Gesteigerte Leitungsansprüche machen sich eben nicht nur in der quantitativen, sondern unter bestimmten Voraussetzungen auch in der qualitativen Ausbildung der Siebröhren bemerklich. Bei den Schling- und Kletterpflanzen z. B. wiederholen sich die für die Ausbildung des Wasserleitungssystems maßgebenden Momente; schon oben wurde auf die besondere Weite der Siebröhrenglieder und der Siebporen aufmerksam gemacht. Es ist kein Zufall, daß man zur Demonstration und zum Studium der Siebröhrenstruktur hauptsächlich Schling- und Kletterpflanzen auswählte, nämlich Cucurbita Pepo, Lagenaria vulgaris, Vitis vinifera und Calamus Rotang. Nach Westermaier und Ambronn zeichnen sich auch Humulus lupulus, Passifloreen, Serjaniaarten, Clematis vitalba, Dioscorea batatas, Tamus communis, Lonicera caprifolium u. a. durch schön entwickelte Siebröhren aus.

Eine wichtige Bestätigung der auf anatomischer Grundlage beruhenden Schlußfolgerungen betreffs der Funktion des Leptoms bilden die Resultate der zuerst von Hanstein wissenschaftlich verwerteten Ringelungsversuche[15]). Wie wir später hören werden, besitzt die Mehrzahl der Dikotylen in ihren Stengeln und Zweigen nur rindenständige Leptombündel. Wird nun beispielsweise an einem vom Baum abgetrennten Weidenzweige nahe der unteren Schnittfläche ein ringförmiger Rindenabschnitt bis auf den Holzkörper entfernt und dann der Zweig in Wasser gestellt, so wachsen aus dem kurzen Rindenstücke, das sich unterhalb der abgeringelten Stelle befindet, nur wenige, kurz bleibende

Wurzeln hervor. Dagegen entsprießen dem unteren Ende des größeren Zweigstückes, welches callös anschwillt, um so zahlreichere und längere Wurzeln. Da nun durch die Ringelung nur das Leptom vollständig unterbrochen wurde, das Leitparenchym des Holzes aber intakt blieb, so folgt aus dem Ergebnisse dieses Versuches, daß die zur Wurzelbildung notwendigen Eiweißstoffe nur im Leptom, d. i. in den Siebröhren und zum Teil wohl auch in den Cambiformzellen, transloziert wurden. In Übereinstimmung damit fand Hanstein, daß bei jenen Dikotylen, welche, kurz ausgedrückt, auch markständige Leptombündel besitzen (Piperaceen, Nyctagineen, Solanaceen, Cucurbitaceen), durch das Ringeln des Zweiges die Zufuhr der Eiweißstoffe zu dem kürzeren Zweigstücke nicht wesentlich beeinträchtigt wird. Es hat eben nur eine teilweise Unterbrechung der Leitungsbahnen stattgefunden.

Gehen wir nun zu den bei der Eiweißleitung in den Siebröhren tätigen Betriebskräften über, so ist als feststehend anzusehen, daß sich der Siebröhrensaft in der unverletzten Pflanze unter einem bestimmten Drucke befindet, der eine Verschiebung des Röhreninhaltes nach Orten geringeren Widerstandes zu bewirken vermag. Wenn man einen Blattstiel oder Stengel von Cucurbita durchschneidet, so quillt daher reichlich Eiweißschleim aus den geöffneten Siebröhren. Von A. Fischer wurde gezeigt, daß bei Durchschneidung des Blattstieles die teilweise Entleerung des Röhreninhaltes wenigstens 1—2 Internodien weit zurückgreift. Daraus geht zugleich hervor, daß der in den Siebröhren herrschende Druck groß genug ist, um den Filtrationswiderstand einer ganzen Anzahl von Siebplatten zu überwinden. Man darf daher auch annehmen, daß, wenn in dem intakten Siebröhrensystem, durch partielle Entleerung der Röhren an gewissen Punkten, Druckdifferenzen entstehen, diese durch eine dahin gerichtete Strömung des Siebröhrensaftes mehr oder minder rasch ausgeglichen werden.

Ob der in den Siebröhren herrschende hydrostatische Druck auf der osmotischen Leistungsfähigkeit des Siebröhrensaftes beruht oder durch Pressung seitens der angrenzenden, stark turgeszierenden Zellen (Cambiform- und Geleitzellen) zustande kommt, ist ungewiß. Wahrscheinlich sind beide Möglichkeiten realisiert. Wenn die Siebröhren selbst einen Turgordruck erzeugen, so ist dies nur möglich, weil sie einen lebenden Plasmabeleg (bzw. eine Plasmahaut) besitzen; vielleicht liegt darin seine hauptsächliche Bedeutung. Strasburger meint, daß der plasmatische Wandbeleg die zu leitenden Stoffe des Röhrenlumens festhalten und deren Diffusion in die Umgebung verhindern dürfte. Inwieweit das lebende Plasma der Siebröhrenglieder, unabhängig von den Turgorverhältnissen und den dadurch bedingten Pressungen, an der Stoffleitung aktiv beteiligt ist, wie Czapek annimmt, bedarf noch eingehenderer Untersuchung.

Ein Transport der in den Siebröhrengliedern enthaltenen Stärke ist nicht nachgewiesen und findet sicherlich nur ausnahmsweise statt. Nach Strasburger steht das Auftreten von Stärke in den Siebröhren anscheinend zur Callusbildung in Beziehung, da man sie in dem Maß abnehmen sieht, als die Calli wachsen. Da im Siebröhreninhalt sehr häufig auch Zuckerarten auftreten, so mögen die Siebröhren unter Umständen auch am Transport der Kohlehydrate beteiligt sein. Die Hauptmenge der Kohlehydrate wird aber zweifelsohne im Leitparenchym geleitet.

4. Die Geleitzellen[16]).

Wie bereits von de Bary angegeben und von K. Wilhelm u. a. genauer verfolgt wurde, erfährt bei den Angiospermen die zur Herstellung eines Siebröhrengliedes bestimmte Mutterzelle in der Regel zunächst mehrere Längsteilungen. Die größte der so entstandenen Tochterzellen wird zum Siebröhrenglied, die übrigen englumigen Tochterzellen dagegen kann man mit Wilhelm als Geleitzellen der Siebröhren bezeichnen. (In den Gefäßbündelenden herrscht in bezug auf die Weite der Siebröhren und Geleitzellen das umgekehrte Verhältnis.) Vom Cambiform unterscheiden sich die Geleitzellen (Fig. 127*g*) durch ihr engeres Lumen, durch ihren reichen Plasmainhalt mit großem Zellkern, und namentlich dadurch, daß »die zwischen ihnen und der Siebröhre befindliche Wand stets mit zahlreichen, quergedehnten, korrespondierenden Tüpfeln versehen ist, während die Wände zwischen Siebröhren und Cambiformzellen der Tüpfelung meist vollständig entbehren«. — In den primären Leptomteilen verschiedener Dikotylen, ferner auch bei den Monokotylen bilden die Geleitzellen zusammenhängende Zellenzüge. Bei den Dikotylen ist dies, speziell im sekundären Leptom, gewöhnlich nicht der Fall.

Bei den Gymnospermen und Pteridophyten werden keine Geleitzellen gebildet. An ihre Stelle treten plasmareiche Zellenzüge, welche im sekundären Leptom der Gymnospermen, gleich den Geleitzellen der Dikotylen, nur auf kurze Strecken miteinander zusammenhängen.

Über die physiologische Funktion der Geleitzellen sind verschiedene Ansichten geäußert worden. A. Fischer nimmt an, daß sie die Stätten der Eiweißbereitung seien, was allerdings wenig wahrscheinlich ist. Nach Strasburger sollen sie eiweißleitende Elemente sein, aber nur dem Lokalverkehr dienen, da sie nicht auf weite Strecken hin miteinander verbunden sind. Doch ist nicht einzusehen, was für lokale Bedürfnisse dadurch befriedigt werden sollen.

Meiner Ansicht nach sind die Geleitzellen und die sie vertretenden Zellenzüge Organe einer »inneren Sekretion«, indem sie einen Reizstoff, ein »Hormon« bilden und ausscheiden, das nach mechanischen Verletzungen der Pflanze in Verbindung mit dem Wundreiz jene Zellteilungen bewirkt, die zur Bildung von Wundkork führen. Ich stütze mich dabei auf die experimentelle Beobachtungstatsache, daß in kleinen Gewebefragmenten der Kartoffelknolle, des Stengels von Sedum spectabile und der Kohlrabiknolle (Brassica oleracea gongylodes) in der Regel nur dann Zellteilungen auftreten, wenn sie Gefäßbündelfragmente, beziehungsweise Leptombündel enthalten. Durch Auflegen oder Aufkleben eines bündelhaltigen Gewebeplättchens der Kartoffel auf ein bündelloses kann in letzterem Zellteilung angeregt werden. Dadurch wird bewiesen, daß das Leptom einen Zellteilungsstoff ausscheidet, der aus dem bündelhaltigen in das bündellose Gewebestückchen hinüberdiffundieren kann. Ähnliche Versuche hat auf meine Anregung hin Lamprecht mit den Laubblättern verschiedener Peperomiaarten und von Bryophyllum calycinum angestellt und dabei in einwandfreier Weise dieselben positiven Ergebnisse erzielt.

Es liegt nun nahe anzunehmen, daß der hypothetische Zellteilungsstoff und vielleicht auch noch andere Reizstoffe, nicht in die Siebröhren, sondern in den plasmareichen Geleitzellen gebildet und von diesen den Siebröhren übermittelt

wird, die ihn dann weiterleiten. Für einen regen Stoffverkehr zwischen Geleitzellen und Siebröhren sprechen die oben erwähnten zahlreichen Tüpfel der Trennungswände, deren Schließhäute von Plasmodesmen durchsetzt sind.

5. Die Milchröhren[17]).

Zur Leitung der Assimilationsprodukte genügen der großen Mehrzahl der Pflanzenarten das Leitparenchym, die Siebröhren und die Cambiformzellen. Bei verschiedenen Familien der Angiospermen kommt nun noch eine vierte Kategorie von Leitungsorganen hinzu, die man wegen des milchigen Inhaltes, den sie führen, als Milchsaftbehälter oder Milchröhren bezeichnet hat. Sie durchziehen als langgestreckte, meist reich verzweigte Röhren die Wurzel-, Stamm- und Blattorgane und gestatten derart einen ausgiebigen Stofftransport.

Die Wandungen der Milchröhren sind stets von weicher Beschaffenheit. Ihre Dicke ist meist sehr gering. Dickere Röhrenwände, bis zu 0,01—0,016 mm, besitzen die Euphorbiaarten, bei denen sie nach Schwendener zugleich in ziemlich hohem Maße dehnsam und elastisch sind. Tüpfel kommen auch an verdickten Röhrenwänden nicht eben häufig vor. Bei Euphorbia Lathyris habe ich in den Wänden der Milchröhren und der daran grenzenden Palisadenzellen zuweilen sehr enge Tüpfelkanäle beobachtet, während jene Partien der Röhrenwände, die an das Schwammparenchym grenzen, mit größeren Tüpfeln versehen sind, deren Schließhäute augenscheinlich von Plasmafäden durchsetzt werden. Von Kienitz-Gerloff wurden auch bei Euph. Cyparissias und bei Nerium Plasmaverbindungen zwischen Milchröhren und benachbarten Parenchymzellen nachgewiesen.

Nach den Untersuchungen von Treub und von Emil Schmidt besitzen die Milchröhren auch im ausgebildeten Zustand einen plasmatischen Wandbeleg mit oft sehr zahlreichen Zellkernen. Verschiedene Umstände, so u. a. das nachträgliche Austreiben von Seitenästen und die callöse Verschließung angeschnittener Milchröhren (Wurzel von Scorzonera, Stengel von Euphorbia splendens) sprechen zugunsten der Annahme, daß der Plasmakörper der Milchröhren auch späterhin noch lebend ist.

Der charakteristische Inhalt der Milchröhren ist der Milchsaft, eine gewöhnlich weiße, seltener schwefelgelbe (Argemone) oder selbst orangefarbige Flüssigkeit (Chelidonium), die in entwickelungsgeschichtlicher Hinsicht nach Schmidt, Kallen und Molisch dem Zellsaft entspricht, nach Berthold aber einen eigentümlich metamorphosierten, leichtflüssigen Plasmakörper repräsentiert. Jeder Milchsaft stellt eine Emulsion vor; zahlreiche kleine Körnchen und Tröpfchen sind in einer wässerigen Flüssigkeit suspendiert, welch letztere zugleich verschiedene Substanzen gelöst enthält. Die suspendierten Teilchen sind von sehr verschiedenartiger Beschaffenheit; Gummi-, Harz- und Kautschukkörnchen, die beim Ausfließen des Milchsaftes aus der Pflanze leicht zusammenkleben, Fett- und Gerbstofftröpfchen, Eiweißkristalle und bei den Euphorbiaceen kleine Stärkekörner. • Diese letzteren sind von eigentümlicher Gestalt; bei unseren einheimischen Euphorbien meistens spindelförmig, bei den tropischen Arten abgeplattet und an beiden Enden stark verbreitert, hantel- oder schenkelknochenförmig. Sie entstehen gleich den gewöhnlichen Stärkekörnern nach Potter

in Leukoplasten. Bei Cecropia peltata und Brosimum microcarpum hat Molisch im Milchsaft zahlreiche Eiweißkörner beobachtet, die gleichfalls in Leukoplasten gebildet werden. — In der wässerigen Flüssigkeit des Milchsaftes sind verschiedene Salze aufgelöst (bei manchen Euphorbien namentlich apfelsaurer Kalk, bei Ficus elastica und zahlreichen anderen Pflanzen Magnesiumsalze), ferner Eiweißstoffe, Zucker, Gummiarten, Gerbstoffe und Alkaloide (z. B. das Morphin im Opium). Auch eiweißlösende Enzyme sind in Milchsäften gefunden worden; so bei Carica Papaya und bei Ficus Carica. Zahlreiche Einzelheiten über die qualitative und quantitative Zusammensetzung der Milchsäfte hat in neuerer Zeit Molisch mitgeteilt. Im allgemeinen läßt sich aus den vorliegenden Angaben entnehmen, daß der Milchsaft einesteils wegen seines Gehaltes an Assimilationsprodukten als »Bildungssaft« zu betrachten ist, und daß er anderenteils auch Endprodukte des Stoffwechsels, wirkliche Exkrete, führt.

Fig. 137. *A* Endverzweigungen einer freipräparierten Milchröhre aus einem jungen Laubblatte von Euphorbia Myrsinitis. *B* freipräpariertes Netz von Milchsaftgefäßen aus der Rinde der Wurzel von Scorzonera hispanica. Vergr. 120. (*B* nach Unger.)

In entwickelungsgeschichtlicher Hinsicht haben wir zwei verschiedene Arten von Milchsaftbehältern zu unterscheiden, **gegliederte** und **ungegliederte Milchröhren**.

Die **gegliederten Milchröhren** (Milchsaftgefäße) sind den Cichoriaceen, Campanulaceen, Papaveraceen, Lobeliaceen, Papayaceen, manchen Aroideen und Musaceen sowie den Euphorbiaceengattungen Manihot und Hevea eigentümlich. Sie entstehen aus Meristemzellreihen, deren Trennungswände frühzeitig resorbiert werden. In wenigen Fällen, wie bei Musa und Chelidonium, erfolgt nur eine Perforation der Querwände, die dann mit einem oder mehreren großen Löchern versehen sind. Solche Perforationen treten allgemein auch an den Längswänden auf, wo eine seitliche Berührung zweier Milchröhren statthat. In allen typischen Fällen stellt sich eine reiche Verzweigung der Röhren ein, und überdies werden die einzelnen Äste und Zweige durch zahlreiche Anastomosen zu einem Netze verbunden (Fig. 137 *B*). Die Zweige sowohl wie die Anastomosen kommen auf doppelte Art zustande: durch Verschmelzung von Meristemzellreihen und durch Auswachsen von seitlichen Fortsätzen, die sich zwischen die benachbarten Gewebselemente einschieben.

Die ungegliederten Milchröhren (Milchzellen) sind für die meisten Euphorbiaceen, Urticaceen (inkl. Artocarpeen und Moreen), Apocyneen und Asclepiadeen charakteristisch. Jede Röhre entsteht aus einer einzigen Meristemzelle, welche sich reich verzweigend zu einem langgestreckten Schlauch auswächst. Anastomosen werden nicht gebildet oder sind zum mindesten sehr selten (Fig. 137 *A*). Bei den Euphorbiaceen sind nach den Untersuchungen Schmalhausens, die von Chauveaud bestätigt und mit wesentlich gleichem Ergebnis auch auf die Urticaceen, Asclepiadeen und Apocyneen ausgedehnt wurden, die Initialzellen der Milchsaftröhren bereits im jungen Embryo sehr deutlich zu erkennen. Sie differenzieren sich an der Innengrenze der primären Rinde des Cotyledonarknotens und werden bald durch selbständiges Spitzenwachstum zu langen, reichverzweigten Schläuchen. Diese zwängen sich, gleich Hyphen eines Schmarotzerpilzes, zwischen die benachbarten Gewebselemente ein und dringen bis in die Vegetationsspitzen der Stengel und der Wurzeln vor. Da sich in den heranwachsenden Organen nie wieder neue Milchzellen bilden, so ist das ganze Röhrensystem der ausgewachsenen Pflanze auf jene wenigen Initialzellen zurückzuführen, die schon im Embryo vorhanden waren. Werden später Ergänzungen dieses Röhrensystems notwendig, wie z. B. bei der Entstehung von Adventivknospen, so wachsen an den betreffenden Stellen die Milchröhren zu neuen Zweigen aus; diese Entstehungsweise gilt nach den Untersuchungen von Chauveaud auch für jene Milchröhren, die sich in den Produkten des sekundären Dickenwachstums vorfinden; das Auftreten neuer Initialzellen ist nach den ersten Stadien der embryonalen Entwickelung niemals zu konstatieren.

Indem wir nun zur physiologischen Bedeutung der Milchsaftröhren übergehen, wollen wir zunächst wieder die anatomischen Tatsachen sprechen lassen.

Wenn man den Verlauf der Milchröhren in den Stengeln, Wurzeln, Blattstielen und Blattrippen verfolgt, so sieht man, daß sie zum Leitparenchym sowohl wie zu den Strängen des Leptoms in nahe anatomische Beziehung treten. Indem sie diese Stoffleitungsgewebe teils begleiten, teils der Länge nach durchziehen, führen sie bereits auf die Vermutung, daß sie an den physiologischen Funktionen der erwähnten Gewebearten beteiligt sind. Die chemische Beschaffenheit des Milchsaftes unterstützt diese Annahme sehr wesentlich; sie gewinnt aber eine noch höhere Wahrscheinlichkeit (soweit es sich um den Transport der Kohlehydrate handelt), wenn wir die anatomischen Beziehungen der Milchröhren zum Assimilationssystem ins Auge fassen. Meine hierüber angestellten Untersuchungen, die von Pirotta und Marcatili sowie von Gaucher bestätigt und vielfach erweitert wurden, haben nachstehende Ergebnisse geliefert. Die Milchröhren verzweigen sich im Laubblatte besonders reichlich unmittelbar unter dem spezifischen Assimilationsgewebe, der Palisadenschicht. Die von den Leitbündeln abzweigenden isolierten Röhrenäste wenden sich noch überdies sehr häufig aufwärts (Fig. 138), um sich zwischen die Palisadenzellen einzuschieben und die Assimilationsprodukte gleich aus erster Quelle in Empfang zu nehmen. Mit ihren Enden, die bisweilen verzweigt sind, legen sie sich oft an büschelförmig zusammenneigende Palisadenzellen an (Euphorbiaarten, Ficus nitida, Hypochaeris radicata), und wenn ein solch direkter Anschluß nicht gut möglich ist, so vermitteln trichterförmige Sammelzellen die Zufuhr der Assimi-

late zu den ableitenden Milchröhren (Fig. 138 *B*). Auf diese Weise wiederholen sich hier dieselben charakteristischen Anschluß- und Ableitungseinrichtungen, die in den Lauborganen jener Pflanzen, welche der Milchröhren entbehren, für die anatomischen Beziehungen des Assimilationssystems zu den ableitenden Parenchymscheiden der Gefäßbündel so bezeichnend sind.

Es gibt auch noch andere anatomische Tatsachen, welche erkennen lassen, daß die Milchröhren als Leitungsorgane für Assimilationsprodukte fungieren. Diese Tatsachen gehören in das Gebiet der Gewebekorrelation. Man findet nämlich, daß die Ausbildung des Milchröhrennetzes der Blätter zur Ausbildung des Leitparenchyms im umgekehrten Verhältnisse steht. Je reichlicher sich die Milchröhren im Mesophyll verzweigen, desto ausgiebiger entlasten sie das Leitparenchym des Blattes (vor allem die Gefäßbündelscheiden) von der Funktion der Stoffleitung, und desto mangelhafter und spärlicher ist jenes infolgedessen ausgebildet. Am auffallendsten fand ich diese Rückbildung bei Euphorbia Myrsinites und biglandulosa ausgeprägt. Die parenchymatischen Scheiden der kleinen Gefäßbündel weisen zahlreiche Lücken auf, und die vorhandenen Scheidenzellen sind nicht, wie gewöhnlich, langgestreckt, sondern häufig ebenso lang als breit und von unregelmäßigem Umriß. Dem Hauptnerv des Blattes fehlt das sonst so mächtige Leitparenchym fast gänzlich. Statt dessen begleiten 6—8 weitlumige Milchröhren das Gefäßbündel, die sich zum Teil unmittelbar an das Leptom anlegen. — Ob sich die funktionelle Entlastung seitens der Milchröhren auch in der Ausbildung des Leptoms geltend macht, ist fraglich. Nach de Bary besitzen allerdings manche Milchsaft führenden Pflanzen bloß äußerst enge und unscheinbare Siebröhren (z. B. die Asclepiadeen), doch wird diese Angabe von Kniep bezüglich der Stengelorgane bestritten.

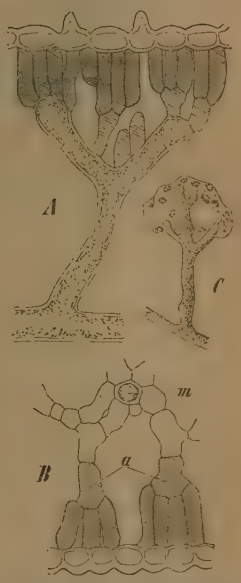


Fig. 138. Zusammenhang der Milchröhren mit dem Assimilationssystem. *A* aus dem Blatte von Euphorbia Myrsinitis (seltenerer Fall). Vergr. 170. *B* aus dem Blatte von Euph. biglandulosa; *a* Aufnahmszellen, *m* Milchröhre. Vergr. 210. *C* aus dem Blatte von Hypochaeris radicata. Vergr. 170. Vgl. den Text.

Es liegt in der Natur der Sache, daß auf anatomischem Wege die Bedeutung der Milchröhren für die Leitung von Assimilationsprodukten nicht einwandfrei erwiesen werden kann. Allein auch das physiologische Experiment hat bisher zu keiner definitiven Entscheidung geführt. Bei den bisher durchgeführten Versuchen handelte es sich im wesentlichen darum, die Beschaffenheit des Milchsaftes in den verschiedenen Lebensperioden der Pflanze, sowie auch den Einfluß anormaler Vegetationsbedingungen zu erforschen und daraus Rückschlüsse auf seine ernährungsphysiologische Bedeutung zu ziehen.

Die Schwankungen in der Zusammensetzung des Milchsaftes, soweit sich diese in den verschiedenen Altersstadien einer und derselben Pflanze geltend machen, hat Schullerus für Euphorbia Lathyris genauer untersucht. Im Embryo, der in lebhafter Entwickelung sich befindet, ist der Milchsaft reich an

Fett, Gerbstoff, Stärke und Eiweißstoffen. Wenn dann der Keim ins Stadium der Ruhe übertritt, zur Zeit der Samenreife, wird der Milchsaft durchsichtig, arm an plastischen Substanzen; die Stärkekörnchen fehlen vollständig, und Fett wie Gerbsäure sind nur in geringen Mengen nachzuweisen. Bei der Keimung des Samens wird der Milchsaft wieder dickflüssiger, substanzreicher; die stäbchenförmigen Stärkekörner sind jetzt in großer Menge vorhanden, ebenso die anderen plastischen Substanzen. Diese Beschaffenheit behält der Milchsaft bei, solange die Pflanze wächst und vegetiert. Tritt sie in das Stadium der Winterruhe, so wird der Milchsaft wieder »zurückgebildet«: in den Stengelorganen charakterisiert ihn neuerdings die Armut an plastischen Substanzen und nebenher das Auftreten von apfelsaurem Kalk; in den Wurzeln wird der Milchsaft zwar reich an Eiweißstoffen, doch fehlen ihm die stickstofflosen Assimilate, Fett und Stärke.

Aus diesen Beobachtungen folgert Schullerus, daß der Milchsaft in erster Linie ein »Bildungssaft« ist, als dessen Leitungsorgane die Milchröhren fungieren.

Zu der gleichen Schlußfolgerung war schon früher Faivre gelangt, der die Beschaffenheit des Milchsaftes von Pflanzen untersuchte, welche sich unter anormalen Vegetationsbedingungen entwickelt hatten. Ließ er Keimpflanzen von Tragopogon porrifolius im Dunkeln wachsen, so wurde ihr Milchsaft bald substanzarm, wässerig. Das gleiche zeigte sich, wenn die Keimpflanzen zwar im Licht, aber in kohlensäurefreier Atmosphäre vegetierten. Sobald dagegen die äußeren Bedingungen der Kohlenstoffassimilation wieder günstig waren, nahm auch der Milchsaft in Bälde wieder seine normale Beschaffenheit an. Faivre folgert daraus, daß die Neubildung von Milchsaft in den Assimilationsorganen stattfinde, und daß aus diesen eine Wanderung des Saftes nach den Orten des Verbrauches hin anzunehmen sei.

Die Frage nach der physiologischen Bedeutung der Milchröhren ist später noch von einer ganzen Reihe von Forschern, wie Treub, Jumelle, Zimmermann, Kniep, Bernard, Bruschi u. a. experimentell weiterverfolgt wurden. Es sei hier zum Schlusse nur noch auf die Versuche hingewiesen, die Tobler mit der Apocynee Mascarenhasia elastica angestellt hat. Sie lassen deutlich die Abhängigkeit der Menge der festen Bestandteile des Milchsaftes von den Assimilationsbedingungen der Laubblätter erkennen. Der Saft der länger besonnten Blätter hat ein milchigeres Aussehen als der der Schattenblätter und ebenso steigt die Dichtigkeit des Saftes im Laufe des Tages. Bei Ringelungsversuchen verhält sich der Milchsaft analog wie die Stärke, doch verschwindet er später aus den Geweben als diese. Ähnliche Beobachtungen hat Tobler auch am Milchsaft von Manihot Glaziovii angestellt. Er folgert daraus, daß der Milchsaft bei den genannten Pflanzen Stoffe enthält, die bei Mangel an plastischem Material verbraucht werden und von den Produktionsstätten aus in die Milchröhren gelangen.

Die Angaben von Faivre, Schullerus und anderer Forscher, die für die ernährungsphysiologische Bedeutung des Milchsaftes eingetreten sind, blieben aber nicht unangefochten. In neuerer Zeit hat namentlich H. Kniep eine Reihe von Einwänden dagegen erhoben. Insbesondere weist er darauf hin, daß aus dem »Wässerigwerden« des Milchsaftes noch nicht mit Sicherheit hervorgehe, daß

dieser substanzärmer werde. Es könnte sich ja auch nur um eine Verdünnung der in den Milchröhren enthaltenen Stoffe handeln, wenn diese beim Wachstum der Milchröhren hungernder Pflanzen in einer größeren Flüssigkeitsmenge verteilt werden. Auch konnte Kniep in andauernd verdunkelten Keimpflanzen einiger Euphorbiaarten keine oder nur eine sehr späte und unvollständige Auflösung der Stärkekörner des Milchsaftes beobachten, was allerdings nicht dafür spricht, daß es sich hier um Reservestärke handle. Dazu ist allerdings zu bemerken, daß das Vorkommen von Stärkekörnern im Milchsafte ein auf die Euphorbiaceen beschränktes Vorkommnis ist und daß aus dem Verhalten dieser Stärkekörner keine allgemeinen Schlußfolgerungen betreffs der ernährungsphysiologischen Bedeutung des Milchsaftes gezogen werden dürfen. Die noch problematische Funktion dieser so eigentümlich gestalteten Stärkekörner ist eine Frage für sich. Übrigens stellt auch Kniep die ernährungsphysiologische Funktion des Milchsaftes nicht durchweg in Abrede.

Aus dem Vorstehenden ergibt sich die Notwendigkeit neuer Versuche. Es wird dabei mehr als bisher darauf Rücksicht zu nehmen sein, daß sich die Milchsäfte verschiedener Pflanzenfamilien möglicherweise verschieden verhalten, daß bald ihre ernährungsphysiologische Bedeutung, bald ihre später zu besprechende Rolle als Schutzmittel in den Vordergrund rückt. So viel darf aber jetzt schon mit Sicherheit behauptet werden, daß der Milchsaft in zahlreichen Fällen reichlich Assimilate enthält, die von der Pflanze verwertet werden. Wenn z. B. der bekannte Kuh- oder Milchbaum (Brosimum Galactodendron) so reichlich einen süßen wohlschmeckenden Milchsaft enthält, daß dieser von Menschen wie Kuhmilch genossen wird, so wird wohl niemand geneigt sein, in dem Milchröhrensystem dieser Pflanze nur eine Ablagerungsstätte nutzloser Exkrete, oder in ihrem Milchsafte ein Schutzmittel gegen die Tierwelt zu erblicken.

Daß in dem geschlossenen System der Milchröhren gegebenenfalls eine wirkliche Strömung des Milchsaftes eintritt, läßt sich aus verschiedenen Tatsachen folgern. Das Wässerigwerden des Milchsaftes hungernder Pflanzen setzt, ganz abgesehen von der Frage, ob vielleicht ein Teil der Kautschukkörnchen, Fetttröpfchen usw. resorbiert worden sei, auf jeden Fall eine größere Verteilung der Körnchen in der Flüssigkeit voraus; eine solche Verteilung auf größere Entfernungen ist aber, wie Schwendener betont hat, ohne Massenbewegung des Saftes nicht möglich. Bei den Euphorbien liefern auch die im Milchsafte suspendierten Stärkekörner Anhaltspunkte für die Beurteilung dieser Frage. So fand z. B. Schwendener im Milchsaft eines Blattes von Euphorbia splendens nur kleinere Stärkekörner von stäbchenförmiger Gestalt ohne Verdickungen an den Enden. Einige Zentimeter weiter unten im Stamm zeigten die Stärkekörner alle Übergänge von der größeren Stäbchenform zur charakteristischen Knochenform, welche im Blatte nirgends beobachtet wird. Daraus ist zu schließen, daß die stäbchenförmigen Stärkekörner aus dem Blatt in den Stamm einwandern und hier allmählich Knochenform annehmen. Eine solche Einwanderung ist jedoch ohne Massenbewegung des Milchsaftes nicht denkbar. Ferner kommen in den Milchröhren der Euphorbien zuweilen lokale Verstopfungen vor, welchen auf einer Seite zahlreiche dichtgedrängte Stärkekörner angelagert sind. Offenbar hat der verstopfende Körper für den strömenden Milchsaft wie ein Filter gewirkt, indem er die Stärkekörner zurückhielt, die Flüssigkeit aber durchließ.

Übrigens hat Schwendener an durchsichtigen Keimpflänzchen von Chelidonium majus, deren Blättchen oder Hauptwurzeln lebhaft transpirierten, die ruckweise Strömung des Milchsaftes direkt beobachten können.

Damit sind wir nun bei der Betriebskraft angelangt, welche die Bewegung des Milchsaftes bewirkt. Daß dieser in dem unversehrten Röhrensystem unter einem nicht unbedeutenden Druck steht, geht schon daraus hervor, daß er aus angeschnittenen Milchröhren in oft beträchtlicher Menge ausfließt. Dieser Druck geht bei dünnwandigen Milchröhren höchstwahrscheinlich vom angrenzenden turgeszierenden Parenchym aus. Für die dickwandigen Milchröhren verschiedener Euphorbien dagegen konnte Schwendener einen in ihnen selbst herrschenden Turgordruck nachweisen, durch den die Röhrenwände elastisch gespannt werden. Bei Aufhebung des Druckes tritt eine Verengerung der Milchröhren um 4—5% auf. Diese elastische Spannung der Wand stellt offenbar eine Kraftquelle vor, die sofort eine Strömung des Milchsaftes hervorruft, sobald irgendwo im System eine Druckverminderung eintritt; natürlich wird diese Bewegung stets nach den Orten geringeren Druckes gerichtet sein.

Die Annahme, daß der Milchsaft in erster Linie ein Assimilate enthaltender Nahrungssaft ist, steht mit der Tatsache nicht im Widerspruch, daß der Milchsaft unzweifelhaft auch nutzlose Endprodukte des Stoffwechsels enthält. Ob die das milchweiße Aussehen des normalen Röhreninhaltes bedingenden Harz- und Kautschukkörnchen zu den »plastischen Baustoffen« oder den Exkreten zu rechnen sind, ist nicht leicht zu beantworten. Das Wässerigwerden des Milchsaftes hungernder Pflanzen spricht allerdings für eine teilweise Resorption dieser Körnchen, doch wurde von Schwendener darauf aufmerksam gemacht, daß die Milchröhren solcher Pflanzen hin und wieder pfropfenartige Massen enthalten, die offenbar durch Gerinnung entstanden sind, und zahlreiche Körnchen einschließen. Andererseits ist es nicht wahrscheinlich, daß das Wässerigwerden des Milchsaftes nur auf diesem Umstand beruhe. Wenn man sich ferner vergegenwärtigt, welch große Substanzmengen die Harz- und Kautschukkörnchen der Milchsäfte vieler tropischen Bäume vorstellen, so erscheint es als eine wenig plausible Annahme, daß diese Stoffe bloß nutzlose Endprodukte des Stoffwechsels repräsentieren sollen. Auf eine eventuelle mechanische Bedeutung der in Rede stehenden Körnchen hat Schwendener hingewiesen, insofern sie möglicherweise den Zweck haben, das »Emporsteigen der spezifisch leichteren Fetttröpfchen in der wässerigen Lösung und ebenso das Sinken der spezifisch schwereren Stärkekörner zu verhüten und dadurch die gegebene Verteilung der plastischen Baustoffe, sofern dieselbe nicht durch Massenbewegungen verändert wird, zu erhalten«.

Zum Schlusse sind noch zwei Nebenfunktionen des Milchsaftes zu erwähnen, welche in biologischer Hinsicht von Bedeutung sind. Die eine dieser Nebenfunktionen beruht nach de Vries auf der leichten Gerinnbarkeit des Milchsaftes bei Berührung mit atmosphärischer Luft. Infolge dieser Eigenschaft soll er ein vorzügliches Verschlußmittel nach mechanischen Verletzungen der Pflanze bilden. Auch liegen Beobachtungen vor, wonach der geronnene Milchsaft die Wunden vor Pilzinfektion zu schützen vermag. Die andere Nebenfunktion besteht nach Stahl in dem Schutze, den der oft giftige Milchsaft der Pflanze gegen die Angriffe der Tierwelt gewährt. In manchen Fällen spricht sich die

Schutzfunktion sogar im Verlauf und in der Anordnung der letzten Milchröhrenzweige aus. Bei den Euphorbiaarten kommt es z. B. häufig vor, daß die das Blattparenchym durchziehenden Röhrenäste bis zur beiderseitigen Epidermis vordringen und sich darunter nach allen Seiten hin ausbreiten. Wenn man von Blättern von Euph. Lathyris oder Myrsinites die Oberhaut abzieht, so bleiben an ihr die angrenzenden Milchröhrenäste größtenteils haften und lassen so ihre dichte Ausbreitung unter der Epidermis gut erkennen. Die geringste Verletzung des Blattes hat auf diese Weise ein reichliches Austreten von schützendem Milchsaft zur Folge. Bei einigen sukkulenten Euphorbien (Euph. officinarum und canariensis) zwängen sich einzelne Röhrenenden sogar zwischen die Seitenwände der Epidermis ein und dringen bis zur Cuticula vor. An den Involukralblättern von Lactucaarten und anderen Cichoriaceen endlich treten nach den Beobachtungen von Stahl, Piccioli und Kny als letzte Auszweigungen der Milchröhren eigenartige »Milchsafthaare« auf. Sie sind etwa 3—5 mal so lang als breit, am oberen Ende abgerundet oder zugespitzt, und besitzen stark cutinisierte Wandungen. Nach Zander entstehen sie samt den ihr Fußstück halbseitig umfassenden Postamentzellen aus je einer jugendlichen Epidermiszelle. Es handelt sich also entwickelungsgeschichtlich um echte Haare, die aber durch Auflösung ihrer Innenwände mit den darunter befindlichen Milchröhren in direkte Verbindung treten. Häufig wird eine solche durch Löcher in den Wänden der Postamentzellen hergestellt. Ihre Anzahl schwankt zwischen 60—100 auf je einem Schuppenblatte. Schon bei leiser Berührung brechen die »Milchsafthaare« ab und lassen nun Tröpfchen von Milchsaft austreten.

Unter den verschiedenen schlauchartigen Bildungen, die mit den echten Milchröhren phylogenetisch und physiologisch mehr oder minder verwandt sind, verdienen die sehr auffälligen Schlauchreihen in den Zwiebelschuppen der Alliumarten besondere Erwähnung. Sie durchziehen der Länge nach die Schuppe, und zwar ihrer Außenfläche genähert; am Grunde der Schuppe treten auch Anastomosen auf. Die ziemlich gestreckten Glieder des Schlauches sind durch reich getüpfelte Querwände voneinander getrennt. Der trübe Inhalt der Schläuche ist milchsaftähnlich und scheint beim Austreiben der Zwiebel an plastischen Substanzen reich zu sein. Ferner sind hier die von Czapek genauer studierten »Milchsaftzellen« der Convolvulaceen zu nennen, die Längsreihen bildend in Stengel, Blatt und Wurzel die Leitbündel begleiten. Die Querwände werden (mit Ausnahme von Dichondra) nicht resorbiert. Ihr Inhalt besteht aus einem Plasmaschlauch und Milchsaft von unbekannter Zusammensetzung. Nach beendetem Längenwachstum des betreffenden Internodiums werden die Schlauchreihen entleert und zusammengepreßt.

III. Der Bau der Leitbündel.

Nachdem wir bisher die verschiedenen Elementarorgane der Stoffleitung kennen gelernt, wollen wir jetzt einen Überblick über die verschiedenen Arten ihrer Vereinigung zu stoffleitenden Gewebekomplexen zu gewinnen suchen. Es soll dabei nur auf die primäre Anordnung der Gewebe Rücksicht genommen werden.

A. Die einfachen Leitbündel.

Den einfachsten Bau zeigen jene Bündel des Leitungssystems, die nur aus wasserleitenden Elementen bestehen. So setzen sich die feinen Gefäßbündelanastomosen in Blättern und Stengelorganen häufig nur aus einigen Tracheiden zusammen, die zarte Wasseradern vorstellen. Meist sind sie allerdings von glukoseleitenden Gefäßbündelscheiden umgeben, in diesem Fall also streng genommen nicht hierher gehörig. Allein es kommt auch vor, daß diese Wasseradern in Baströhren verlaufen, wie z. B. in derben Monokotylenblättern (Rhapis, Vanda furva) oder in dem flügelartigen »Deckblatte« des Fruchtstandes der Linde. Auf den rudimentären Tracheidenstrang im Laubmoosstämmchen ist hier gleichfalls nochmals hinzuweisen.

Viel häufiger sind zarte Leitbündel, die nur aus eiweißleitenden Elementen aus Cambiformzellen und Siebröhren mit ihren Geleitzellen bestehen. In allen Organen, durch die ein ausgiebiger Eiweißtransport stattfindet, vor allem in Blütenschäften, kommen neben den gewöhnlichen Gefäßbündeln isoliert verlaufende Leptomstränge nicht selten vor. Sie durchziehen z. B. den peripherischen Teil des Markes in den Stengeln von Solanumarten, mancher Campanulaceen und verschiedener Cichoriaceen. Im Blütenschafte von Plantago lanceolata verlaufen sie, tangentiale Reihen bildend, zwischen den größeren und kleineren Gefäßbündeln. Bei verschiedenen Cucurbitaceen treten sie im Parenchym der Rinde auf, und zwar sowohl an der Innenseite des corticalen Bastringes, wie auch außerhalb desselben, an der Grenze zwischen Kollenchym und Rindenparenchym; vereinzelt rücken sie selbst bis zur Epidermis vor. Alle diese Bündel stehen bei Cucurbita durch Queranastomosen miteinander in Verbindung und haben, wie A. Fischer betont hat, wahrscheinlich die Aufgabe, die in Entwickelung begriffenen mechanischen Gewebe, den Bastring und das Kollenchym, mit Eiweißstoffen zu versorgen.

B. Die zusammengesetzten Leitbündel[18]).

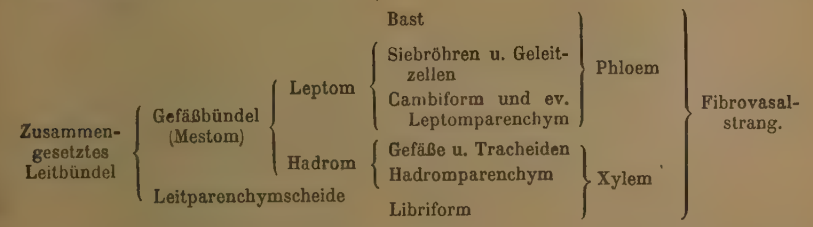
1. Allgemeines.

In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle vereinigen sich die stoffleitenden Elementarorgane zu zusammengesetzten Bündeln. Ein vollständiges typisches Leitbündel im anatomisch-physiologischen Sinne setzt sich demnach aus drei verschiedenen Arten von Gewebesträngen zusammen. Die eiweißleitenden Elemente, Siebröhren, Geleitzellen und eventuell Cambiformzellen bilden gewöhnlich allein, zuweilen mit Leitparenchym vereinigt, den zarten Leptomteil (Siebteil, Cribralteil) des Bündels; die wasserleitenden Gefäße und Tracheiden, zu welchen sich fast immer Leitparenchym gesellt, bilden den derben Hadromteil (Gefäßteil, Vasalteil). Neben den eigentlich charakteristischen Bestandteilen, den eiweißleitenden Elementen einerseits, den wasserleitenden andererseits, treten also im Leptom und Hadrom, besonders im letzteren, auch leitparenchymatische Elemente auf, die man somit als Leptom- und Hadromparenchym bezeichnen kann. Die Vereinigung von ein oder mehreren Leptom- und Hadromsträngen zu einem gemeinschaftlichen Strange heißt ein Gefäßbündel (Mestom).

In den meisten Fällen werden die Gefäßbündel noch von verschiedenartigen Scheiden umschlossen; von Leitparenchymscheiden in den Spreiten der Laubblätter, von Schutzscheiden in Stengeln, Blättern und Wurzeln, von den zu den Sinnesorganen gehörenden Stärkescheiden in Stengeln und Blattstielen.

Solange man nicht wußte, daß die mechanischen Stränge ein System für sich bilden und nur aus physiologischen Opportunitätsgründen mit den Gefäßbündeln oftmals vereintläufig sind, betrachtete man die Gefäßbündel mit Bastbelegen und Libriformfasern als morphologische Einheiten und nannte sie Fibrovasalstränge. Der eine Teil des Fibrovasalstranges, das Phloem, entspricht dem Leptom mit seinem eventuellen Bastbelege; der andere Teil, das Xylem, entspricht dem Hadromteile mit seinen mechanischen Fasern, dem Libriform. Besitzt das Gefäßbündel auf der Leptomseite keinen Bastbeleg, so sind natürlich die Ausdrücke Leptom und Phloem gleichbedeutend; und fehlen dem Xylem die Libriformfasern, was bei den Monokotylen allgemein der Fall ist, so bedeutet Xylem dasselbe wie Hadrom[19]).

Zur nochmaligen kurzen Übersicht über die anatomische Zusammensetzung der typischen Leitbündel und der Fibrovasalstränge möge das nachfolgende Schema dienen:



Da jede der drei stoffleitenden Gewebearten eines zusammengesetzten Leitbündels auch isoliert verlaufen und funktionieren kann, so darf die Frage nicht als überflüssig bezeichnet werden, aus welchen Gründen die Pflanze in den meisten Fällen die Vereinigung dieser Stränge zu gemeinschaftlichen Leitbündeln dem isolierten Verlauf entschieden vorzieht. Diese Gründe sind derzeit noch nicht genau zu übersehen, doch lassen sich immerhin einige Punkte namhaft machen, die uns zur Orientierung dienen können.

Zunächst ist es eine auffallende anatomische Tatsache, daß die wasserleitenden Elementarorgane, vor allem die Gefäße, in der Regel von Zellen des Leitparenchyms begleitet werden. Man darf daraus den Schluß ziehen, daß die Gefäße und die betreffenden Leitparenchymzellen (Hadromparenchym) in irgendeiner physiologischen Beziehung zueinander stehen. Schon früher (S. 300) ist darauf hingewiesen worden, daß diese Beziehung möglicherweise in einer aktiven Beteiligung des Hadromparenchyms an der Leitung des Wassers besteht. — Vielleicht ließe sich aber die nahezu konstante Nachbarschaft der Gefäße und Parenchymzellen auch durch die Annahme erklären, daß die zur Herstellung der Wandverdickungen der Gefäße erforderlichen Baustoffe durch besondere Zellenzüge des Leitparenchyms den einzelnen Gefäßen zugeführt werden müssen.

Nicht minder schwierig ist die Frage, weshalb das vorzugsweise wasserleitende Hadrom und das die Eiweißstoffe leitende Leptom zusammentreten und ein einheitliches Bündel bilden, da diese beiden Hauptteile des Gefäßbündels in ihrer Funktion voneinander doch vollständig unabhängig sind. Es mögen hier mancherlei Umstände zusammengewirkt haben, die schließlich die typische Vereintläufigkeit von Leptom und Hadrom zur Folge hatten. Die Schutzbedürftigkeit des zarten Leptoms war bereits Grund genug, um seine Anlehnung an das derber gebaute Hadrom zu veranlassen; es geschah dies jedenfalls schon auf einer Stufe der phylogenetischen Entwickelung, auf der das mechanische System, das ich zu den phylogenetisch jüngsten Gewebesystemen zähle, noch kaum vorhanden war. Erst später traten als weiteres Schutzmittel noch Bastbelege hinzu. Die Vereinigung von Leptom und Hadrom in den Assimilationsorganen bietet ferner den Vorteil, daß die Zu- und Ableitungseinrichtungen zwischen dem Assimilationsgewebe und dem Leitbündel eine gemeinschaftliche Verwendung finden können, während bei getrenntem Verlaufe von Leptom, Hadrom und Leitparenchym eine bedeutende Vermehrung und zugleich Komplikation jener Einrichtungen die Folge sein müßte.

2. Die Bautypen der zusammengesetzten Leitbündel.

Nach der Anordnung des Leptoms und Hadroms unterscheidet man drei Hauptformen von Gefäßbündeln: die konzentrischen, radialen und kollateralen Bündel. Dabei ist aber ausdrücklich zu bemerken, daß diese verschieden gebauten Gefäßbündel in phylogenetischer Hinsicht nicht durchgehends gleichwertig, d. h. also, einander nicht immer homolog sind.

Von einem konzentrischen Bau des Gefäßbündels pflegt man zu sprechen, wenn einer der beiden Hauptteile die Mitte einnimmt und von dem anderen scheidenförmig umgeben wird. In dem einen Falle bildet der Hadromteil die Mitte, das Leptom die Umhüllung. Ein solches Bündel kann man als hadrozentrisch (amphicribral) bezeichnen. Derart sind die Gefäßbündel im Stamm und, mit Ausnahme der kleineren Bündel, auch im Laube der Farne gebaut. Auch verschiedene Dikotylen sind hierher gehörig. Die umgekehrte Anordnung der beiden Gefäßbündelteile, den leptozentrischen (amphivasalen) Bau, zeigen die Blattspurbündel in vielen Monokotylenrhizomen (Iris germanica, Cyperus aureus, Papyrus, Acorus calamus usw.), ferner die marksständigen Bündel verschiedener Dikotylen (Piperaceen, Rheum- und Rumexarten, Phytolacca dioica, Arten von Drosera, Geranium, Aralia, Begonia, Statice, Campanula, Scorzonera u. a.).

Die hadrozentrischen Leitbündel der Farne besitzen im einfachsten Fall einen kreisrunden oder elliptischen Querschnitt (Fig. 139), sehr häufig gleichen sie flachen oder rinnig gefalteten Bändern mit V-, U- oder X-förmiger Querschnittsform. Der Hadromteil liegt, wie erwähnt, in der Mitte des Bündels, wobei seine Konturen auf dem Querschnitt entweder dem Umrisse des Gesamtbündels folgen oder davon unabhängige, symmetrische Figuren bilden. In den schwächeren Bündeln besteht das Hadrom ausschließlich aus spindelförmigen Treppentracheiden. Die engsten, zuerst angelegten sind Ring- und Spiraltracheiden. Wirkliche Gefäße sind selten (Pteridium aquilinum). In stärkeren

Bündeln treten zwischen den wasserleitenden Elementen auch noch Parenchymzellen auf, die das Hadrom in der Regel auch gegen die Leptomhülle abgrenzen. Diese letztere besteht aus Siebröhren und eiweißreichen Cambiformzellen, welche die fehlenden Geleitzellen vertreten. Was die Ausbildung der Scheiden betrifft, so wird das Bündel zunächst von einer stärkehaltigen Parenchymscheide (»Phloemscheide«) umgeben, die ein- bis mehrschichtig ist; an diese schließt sich dann noch eine Schutzscheide an, über deren Bau in einem späteren Kapitel zu sprechen sein wird.

Der konzentrische Bündelbau tritt uns bereits im Stämmchen der höchstentwickelten Laubmoose, der Polytrichaceen, entgegen. Das Leitbündel besteht hier aus einem zentralen wasserleitenden Strange, der als rudimentäres Hadrom zu bezeichnen ist. Dieses differenziert sich bei Polytrichum juni-

Fig. 139. Querschnitt durch ein kleineres Rhizombündel von Polypodium glaucophyllum; die Lumina der Leitparenchymzellen sind schraffiert dargestellt. *l* Leptom. *s* Parenchymscheide. *e* Schutzscheide. *w* die verdickten Wandungen des angrenzenden Gewebes. Vergr. 320. (Nach Potonié.)

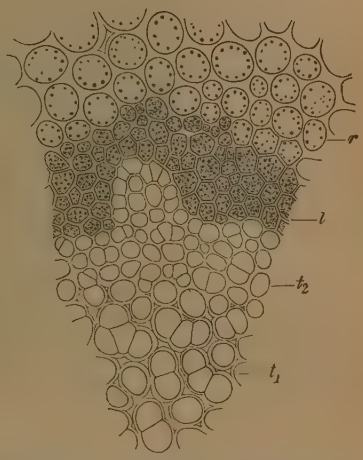


Fig. 140. Teil eines Querschnittes durch das Leitbündel eines Stämmchens von Polytrichum juniperinum. *r* Rindenparenchym. *l* Leptom t_1 derbwandiger zentraler, t_2 zarter peripherer Teil des Hadroms.

perinum und commune in eine derbere Innenpartie (Fig. 140 t_1), deren verdickte Wandungsteile rotbraun tingiert sind, und in eine zartere Mantelpartie, deren Wandungen farblos oder nur gelblich erscheinen (Fig. 140 t_2). In vertrockneten Stämmchen ist dieser äußere Teil des Hadromzylinders stark zusammengepreßt. Der zentrale Hadromstrang wird von dem aus 3—5 Zellschichten bestehenden rudimentären Leptomteil umhüllt, der aus siebröhrenartigen und cambiformähnlichen Elementen besteht und zur Zeit lebhafter Stoffwanderung, vor allem während der Sporogonentwickelung reichlich Eiweißsubstanzen enthält. Bei langsamer oder sistierter Stoffwanderung enthält er auch mehr oder minder zahlreiche Stärkekörner.

Während bei den Polytrichumarten, sowie bei Pogonatum aloides das Hadrom der oberirdischen, aufrechten Stämmchen nur aus wasserleitenden

Tracheiden besteht, treten bei Atrichum undulatum dazwischen noch stärkeführende Leitparenchymzellen auf, wie im Hadrom der höher entwickelten Pflanzen. In den unterirdischen rhizomartigen Stämmchen der Polytrichumarten, ferner im oberirdischen Stämmchen der neuseeländischen Polytrichacee Dawsonia superba sind zwischen den wasserleitenden Elementen des Leitbündels dickwandige mechanische Zellen eingeschaltet, die man unzweifelhaft mit Libriformfasern vergleichen darf. Der rudimentäre Hadromstrang wird so zu einem Xylemstrang.

Die Abgrenzung des konzentrisch gebauten Leitbündels des Polytrichaceenstämmchens gegen die umgebende Rinde ist keine scharfe. Scheidenartige Bildungen, wie bei den Farnen, fehlen hier gänzlich. Auch hierin spricht sich also der noch rudimentäre Charakter des Leitbündels aus.

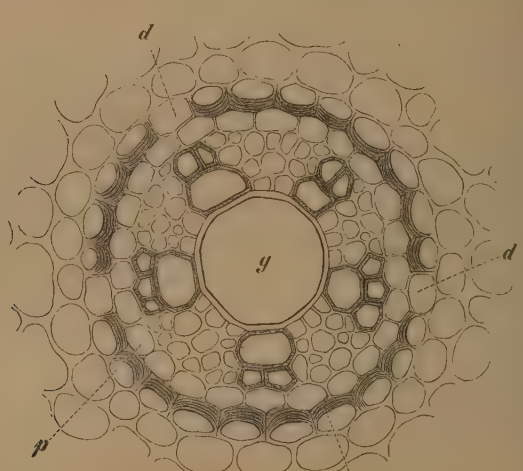


Fig. 141. Radiales Gefäßbündel der Wurzel von Allium ascalonicum. *g* zentrales großes Gefäß, von welchem die fünf Hadromplatten ausstrahlen. *p* Pericambium. *s* Endodermis. *d d* die den Hadromteilen opponierten Durchlaßzellen.

Die radialen Bündel der Wurzeln charakterisieren sich durch eine strahlige Anordnung des Leptoms und Hadroms. Der Hadromteil bildet radiale Platten von größerer oder geringerer Anzahl, zwischen denen das Leptom in ebenso vielen isolierten Streifen auftritt. An den Grenzflächen der Leptom- und Hadromstrahlen sind meist in doppelter Lage zarte Leitparenchymzellen eingeschoben. Je stärker die Wurzel, desto zahlreicher sind in der Regel die Strahlen des Bündels. Bei den Dikotylen ist das letztere meist 2-, 3-, 4-, 6- bis 8-strahlig; bei den Monokotylen steigt diese Zahl bis auf 20, 50 und darüber. Mit Bezug auf die Entwickelungsgeschichte der Hadromplatten, deren Differenzierung an den entsprechenden Punkten der Peripherie beginnt, spricht man auch von diarchen, tetrarchen, pentarchen, hexarchen, polyarchen Bündeln. Im Zentrum des Bündels stoßen entweder die radialen Hadromplatten zusammen, wobei es häufig zur Ausbildung eines besonders weiten, axilen Gefäßes kommt,

z. B. in den Keimwurzeln verschiedener Gräser und anderer Monokotylen (Fig. 141), oder die Mitte des Bündels wird von einem parenchymatischen Markgewebe (Fig. 142) oder von einem Baststrang eingenommen. Weil der radiale Bündeltypus in den meisten Wurzeln, also in zugfesten Organen, zur Anwendung kommt, so werden die Elemente des mechanischen Systems in vielen Fällen zwischen die einzelnen Radien des Gefäßbündels verteilt, da sie oft nur auf diese Weise ihre vom mechanischen Prinzip vorgezeichnete zentrale Lagerung einnehmen können. Sichelförmige Bastbelege auf der Außenseite der Leptomteile sind nur in verschiedenen Papilionaceenwurzeln (Pisum, Phaseolus) beobachtet worden. — Das ganze Bündel wird von dem gewöhnlich einschichtigen Pericambium oder Pericykel umgeben, d. i. einer zartwandigen Parenchymzellage, deren Hauptbedeutung darin liegt, daß in ihr die Anlegung der Seitenwurzeln erfolgt. Bei den untersuchten Gramineen, Cyperaceen, Juncaceen und verwandten Familien wird das Pericambium in der Regel von den Hadromplatten unterbrochen, die hier bis an die Endodermis des Bündels reichen.

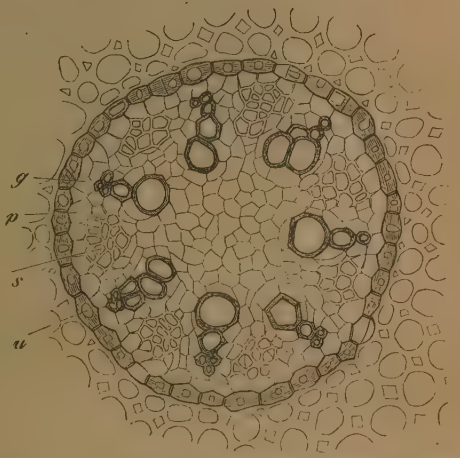


Fig. 142. Querschnitt durch das heptarche Gefäßbündel einer Adventivwurzel von Primula Auricula. *g* Gefäßplatte. *s* Leptombündel. *p* Pericambium. *u* Endodermis. Vergr. 225. (Nach de Bary.)

Abweichungen vom typisch radialen Bau der Wurzelleitbündel sind gewöhnlich mit geänderten biologischen Verhältnissen oder gesteigerten Leitungsansprüchen verknüpft. Auf einige dieser Abweichungen wurde, soweit sie das mechanische System betreffen, bereits im IV. Abschnitt aufmerksam gemacht. Das Wesentliche dieser Abweichungen besteht darin, daß in dem mehr oder minder stark erweiterten Zentralzylinder nicht nur ein Ring von radialen Hadrom- und Leptomsträngen auftritt, sondern daß innerhalb dieses Ringes noch zahlreiche unregelmäßig zerstreute Gefäße und Leptombündel vorkommen. Hierher gehören die Luftwurzeln verschiedener epiphytischer Aroideen, die Wurzeln der Musaceen und verschiedener Palmen, sowie die Stützwurzeln der Pandaneen. Die bei dicken Luftwurzeln fast immer zu beobachtende starke Erweiterung des Zentralzylinders, wodurch eine Annäherung der wasserleitenden Bahnen an die Peripherie der Wurzel erzielt wird, hat offenbar die Bedeutung einer erleichterten Wasserversorgung der Rinde. — Inwieweit die in Rede stehende Anomalie des Bündelbaues mit gesteigerten Leitungsansprüchen zusammenhängt, geht sehr schön aus dem zuerst von Schimper hervorgehobenen Unterschied im Bau der Haft- und der Nährwurzeln verschiedener epiphytischer Aroideen hervor[20]). Bei Monstera deliciosa beträgt der Durchmesser des Zentralzylinders der die Pflanze an das Substrat befestigenden Haftwurzeln nur ein Drittel des ganzen

Wurzeldurchmessers. Außer den typischen Hadrom- und Leptomplatten, deren Gefäße und Siebröhren englumig sind, treten in dem stark sklerotischen Mark keine stoffleitenden Elemente auf. In den senkrecht herabwachsenden und in den Boden eindringenden Nährwurzeln dagegen beträgt der Durchmesser des Zentralzylinders die Hälfte von dem der ganzen Wurzel; und abgesehen von den typischen Hadrom- und Leptomplatten durchziehen weitlumige Gefäße und Siebröhren das ganze Mark.

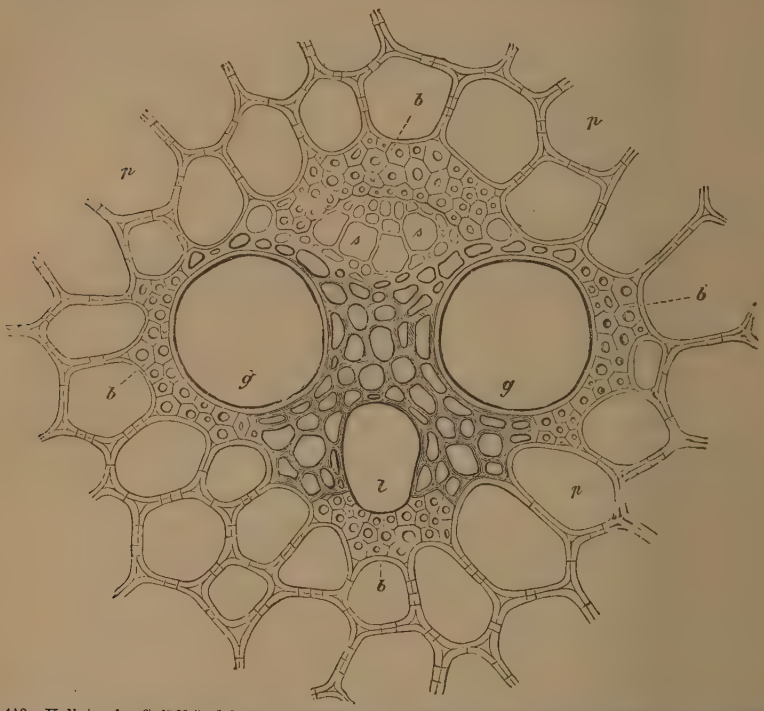


Fig. 143. Kollaterales Gefäßbündel aus dem Halm von Bambusa Simonii mit Bastbelegen. *g* große getüpfelte Gefäße. *l* interzellulare Luftlücke — dazwischen Gefäße und Tracheiden. *s* Siebröhren, darüber und darunter Geleitzellen und Cambiform. *b b* die vier Bastsicheln; die oberste zum Schutze des Leptoms; die beiden seitlichen zum Schutze der beiden großen Gefäße. *p p* starkwandiges Grundparenchym.

Radiale Gefäßbündel kommen noch in den Stämmen der Lycopodiaceen und in den Stolonen von Nephrolepis vor. Bei Lycopodiumarten mit aufrechtem Stamme bildet das Hadrom strahlige Platten, die in der Mitte vereinigt sind. Bei Arten mit niederliegendem dorsiventralen Stamme sind die Hadromplatten voneinander getrennt und bilden parallel zur Bodenfläche orientierte Bänder, deren mehr oder minder gekrümmte Randpartien aus Ring- und Spiraltracheiden bestehen, während nach innen zu weite Treppentracheiden folgen. Die Tracheidenbänder sind von einer Schicht von Hadromparenchym umgeben. Zwischen den Hadromplatten befinden sich die Leptomteile.

Ein kollaterales Gefäßbündel kommt zustande, wenn Leptom- und Hadromteil nebeneinander verlaufen und sich dabei seitlich berühren. Wird ein Hadrom-

strang von zwei einander gegenüberstehenden Leptombündeln begleitet, so pflegt man das Gefäßbündel als bikollateral zu bezeichnen. Den erstgenannten Bau zeigen in typischer Weise die Gefäßbündel im Stamm und Blatt der Phanerogamen und Gymnospermen; ferner die Bündel in den Stengeln der Equiseten und die kleineren Gefäßbündel in den Blattspreiten der meisten Farne.

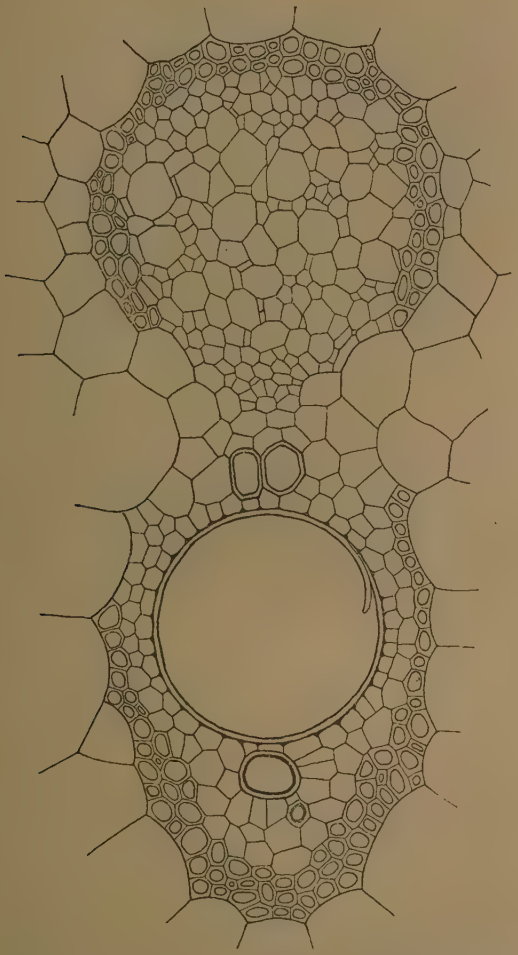


Fig. 144. Gefäßbündel der Blattscheide von Musa paradisiaca.

Die kollateralen Gefäßbündel sind im Stamme gewöhnlich so orientiert, daß das Leptom der Peripherie, das Hadrom dem Zentrum zugekehrt ist. Im dorsiventralen Blatt ist die Anordnung eine gleichsinnige, indem sich das Leptom der Unter-, das Hadrom der Oberseite des Blattes zukehrt.

Die Querschnittsform der kollateralen Gefäßbündel ist weniger variabel als die der konzentrischen Stränge. Gewöhnlich ist ihr Umriß annähernd kreisrund, elliptisch oder eiförmig. Zuweilen erscheint das Bündel seitlich zusammengedrückt, bandförmig, wie z. B. in den Blättern von Scitamineen, Pandanus, Hyacinthus, Hypochaeris usw. Hadrom und Leptom sind in der Regel derart gebaut und zusammengefügt, daß das Bündel einen monosymmetrischen Körper bildet.

Der Bau der kollateralen Gefäßbündel ist ein überaus mannigfaltiger. Bei vielen Monokotylen kommt ein sehr charakteristischer Bündeltypus dadurch zu-

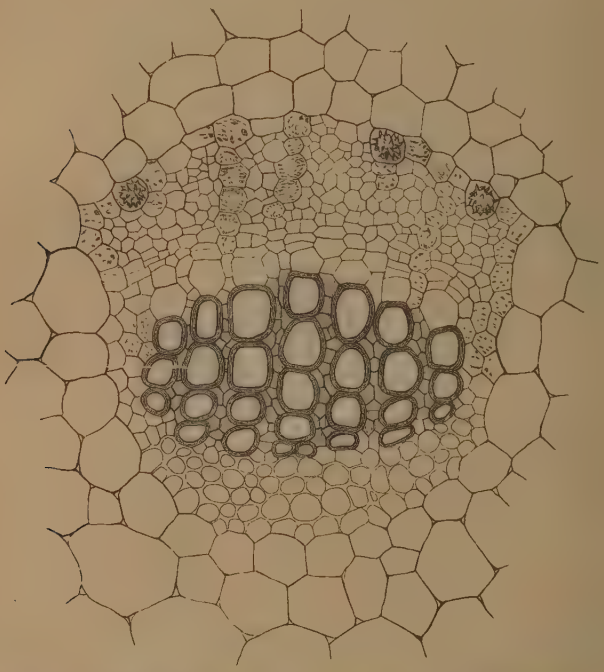


Fig. 145. Kollaterales Gefäßbündel aus dem Blatte von Malva silvestris.

stande, daß der Hadromteil im Querschnitt ein V bildet, dessen Grund von einigen Spiral- und Ringgefäßen, zuweilen auch von einem Interzellulargang eingenommen wird, während an den Enden der beiden Schenkel je ein sehr weites Gefäß mit spiraliger oder eng netzfaseriger Wandverdickung liegt (Fig 143). Zwischen den Schenkeln ist entweder das Leptom eingeschlossen oder eine Gruppe von engen Gefäßen, wie z. B. bei vielen Gräsern. Die Gefäßbündel mancher anderer Monokotylen zeichnen sich dadurch aus, daß ihr Hadromteil in seiner Mitte ein besonderes weites Gefäß besitzt, wie z. B. bei Musa, Maranta, Calamus u. a. (Fig. 144). Das Auftreten solcher auffallend weiter Gefäße, die sofort nach wenigen engen Erstlingsgefäßen entstehen, hängt nach Scherer

vielleicht mit der Lebensweise der betreffenden Pflanzen zusammen. Meist handelt es sich um rasch sich entwickelnde Arten (Zwiebel- und Knollengewächse), deren Transpiration schnell ansteigt, so daß das Leitungssystem fast plötzlich sehr stark in Anspruch genommen wird. Dem entspricht dann die frühe Ausbildung jener weiten Gefäße. — Auch das Leptom der Monokotylengefäßbündel zeigt mancherlei Variationen seines Baues und seiner Anordnung. Der Hauptmasse nach besteht es nur aus Siebröhren und Geleitzellen. Cambiform und Leptomparenchym treten zumeist nur in spärlicher Ausbildung an den Seitenrändern des Bündels auf. In den Blattstielen verschiedener Palmen sind die schützenden Bastschienen, wie Kny gezeigt hat, mit leistenförmigen Fortsätzen versehen, welche, nach innen vorspringend, das Leptom in zwei oder mehrere Gruppen teilen und dasselbe gegen Druck schützen. — In den kollateralen Bündeln der Dikotylen und Gymnospermen sind die Hadromelemente gewöhnlich in Reihen angeordnet, die parallel zur Symmetrieebene des Bündels verlaufen (Fig. 145). Schon frühzeitig kommt es nämlich zur Bildung eines Reihencambiums, dessen Tätigkeit an der Grenze zwischen Leptom und Hadrom sehr spät oder gar nicht erlischt. Im letzteren Falle bilden diese persistierenden Cambiumstreifen der Gefäßbündel eventuell die Ausgangspunkte zur Herstellung des Verdickungsringes. Bei den Monokotylen dagegen bleibt nicht nur zwischen Leptom und Hadrom keine teilungsfähige Zone übrig, es kommt hier auch kein Reihencambium zustande; das primordiale Procambium verwandelt sich direkt in Dauergewebe.

Der bei zahlreichen Monokotylen (Butomus, Sagittaria, Alisma, Cyperaceen, Juncaceen, Acorus Calamus u. a.) und bei den Equiseten im Hadrom auftretende, mehr oder minder weite Interzellulargang, dessen Wänden die Verdickungsleisten zerrissener Ring- und Spiralgefäße anhaften, enthält nach Westermaiers Beobachtungen wenigstens zeitweilig Wasser[21]). Doch bleibt es unentschieden, ob er dabei nur als Wasserreservoir fungiert oder auch an der Wasserleitung beteiligt ist.

3. Die physiologische Bedeutung der verschiedenen Bündeltypen.

Gehen wir nun zur physiologischen Bedeutung der vorstehend geschilderten Haupttypen des Gefäßbündelbaues über, so ist zunächst zu bemerken, daß dieses Problem nur unter gleichzeitiger Berücksichtigung der phylogenetischen Verhältnisse mit Erfolg zu behandeln ist. Wir haben daher jenen Typus des Gefäßbündelbaues zum Ausgangspunkt unserer Betrachtung zu wählen, der in der phylogenetischen Entwickelung des Pflanzenreiches zuerst aufgetreten ist. Dies ist der konzentrische Bündelbau mit zentralem Hadrom, wie er bereits in einfachster Form an der Basis noch junger Farnstämmchen vorkommt. Von diesem Typus ist dann sowohl der radiale wie der kollaterale Typus des Bündelbaues abzuleiten.

Um zunächst zum physiologischen Verständnis des konzentrischen Bündelbaues mit zentralem Hadrom zu gelangen, haben wir uns folgende Frage vorzulegen: Auf welche Weise kam es in einem gleichartig gebauten,

stranglosen Stengelorgane durch allmählich fortschreitende Arbeitsteilung zur Bildung eines axilen, konzentrisch gebauten Gefäßbündels?

Vergegenwärtigen wir uns ein einfach gegliedertes Pflänzchen mit aufrechtem, blättertragendem Stengel, welcher an seiner Basis die Absorptionsorgane trägt. Am einfachsten gestaltet sich die Stoffleitung zweifellos in jenem Stengelabschnitte, der zwischen dem untersten Blatt und der Stengelbasis gelegen ist. Das in die Laubblätter aufsteigende Wasser mit den gelösten Nährsalzen begegnet den in die wachsenden Absorptionsorgane absteigenden Assimilationsprodukten. Hier realisiert sich demnach die Idee des auf- und des absteigenden »Saftstroms«. Die räumliche Trennung beider Ströme ist nun offenbar eines der ersten Erfordernisse für eine ungestörte Stoffleitung. So kommt es denn zur Ausbildung eines wasserleitenden Gewebestranges, dem in dem aufrechten, radiär gebauten Stengel die axile Lage zugewiesen wird. Diese erste Stufe der Arbeitsteilung zeigt sich in den beblätterten Laubmoosstämmchen mit einfach gebautem Zentralstrange. Das wasserleitende Bündel wird von einer parenchymatischen Rinde umgeben, der gemeinschaftlichen Bahn für die Assimilationsprodukte, die Kohlehydrate und die Eiweißsubstanzen. Im Sporophyten der höheren Pflanzen ist dieses Entwickelungsstadium allerdings nicht mehr vertreten. Die Arbeitsteilung ist hier noch weiter fortgeschritten und weist auch den eben genannten Substanzen gesonderte Leitungsbahnen zu. Für die Kohlehydrate bleibt das Rindenparenchym reserviert, während die Eiweißsubstanzen in einem neu auftretenden Leitungsgewebe, im Leptom, geleitet werden. Dieses zarte, schutzbedürftige Gewebe wird sich in dem biegungsfesten Stengel der neutralen Achse möglichst anzunähern suchen; da in dieser bereits der wasserleitende Strang liegt, so bleibt dem Leptom nur übrig, sich an den letzteren ringsum anzulehnen. Auf diese Weise kommt also ein axiles, konzentrisch gebautes Gefäßbündel zustande.

Nach der hier dargelegten Entstehungsweise des hadrozentrisch gebauten Gefäßbündels ist dieses nicht schon von Anfang an eine histologische Einheit gewesen, es hat sich nicht etwa aus einem homogen gebauten »Urleitbündel« allmählich heraus differenziert. Es liegt hier vielmehr ein ähnliches Zusammentreten verschiedener Stranggewebe zu einer histologischen Einheit höherer Ordnung vor, wie bei der Vereinigung von Bast- und Mestombündeln zu Fibrovasalsträngen.

Das primäre, axile Leitbündel des Stammes, das sich gegen die umgebende Rinde gewöhnlich durch eine entwickelungsgeschichtlich zu dieser letzteren gehörige Schutzscheide oder Endodermis abgrenzt, ist die erste Ausbildungsstufe des sogenannten Zentralzylinders, oder der Stele (Säule), wie ihn van Tieghem genannt hat.

Der Zentralylinder der Wurzeln, der aus einem radial gebauten Gefäßbündel mit seinem Pericambium (dem Pericykel) besteht, ist dem primären Zentralzylinder des Stammes homolog; oder mit anderen Worten: die radialen Gefäßbündel sind zweifellos aus den hadrozentrisch gebauten hervorgegangen. Das Hadrom hat an 2, 3 oder mehreren Punkten die Leptomhülle durchbrochen und sie in ebenso viele einzelne Streifen aufgelöst. Wenn man bedenkt, daß in den mit einem Absorptionsgewebe versehenen Wurzelteilen das aufgenommene Wasser bei konzentrischem Bündelbau erst die eiweißleitende Leptom-

hülle passieren müßte, bevor es in seine eigentlichen Leitungsbahnen gelangen würde, so begreift man vollständig, daß ein möglichst weites und allseitiges Vordringen der Gefäßplatten, d. h. der radiale Bündelbau in gleicher Weise die Zufuhr des Wassers zu seinen Leitungsbahnen erleichtert, wie er andererseits auch eine Störung in der Leitung der Eiweißsubstanzen durch einen queren Wasserstrom hintanhält.

Der radiale Bau der Wurzelstränge erweist sich ferner auch mit Rücksicht auf die Entstehung der Seitenwurzeln als zweckmäßig. Die Herstellung kontinuierlicher Wasserbahnen erfordert selbstverständlich den direkten Anschluß der Gefäße der Seitenwurzeln an die der Mutterwurzel; ein solcher Anschluß wäre aber sehr erschwert, wenn die neu entstehenden Gefäße eine mehr oder minder dicke Leptomhülle durchqueren müßten; dies wäre natürlich nur durch Vermittelung eines Folgemeristems möglich, doch ist gerade das Siebröhren führende Leptom zur Bildung eines Folgemeristems nur schlecht geeignet. Bei radialem Bündelbau dagegen, wo die Gefäßplatten unmittelbar an den Entstehungsherd der Seitenwurzeln, das Pericambium, stoßen, ergibt sich jener Anschluß der Gefäße ganz von selbst.

Inwieweit der radiale Bündelbau der Lycopodiumstämme eine physiologische Erklärung zuläßt, bleibt einstweilen dahingestellt. Wenn die Auffassung richtig ist, daß das zentrale Gefäßbündel von Lycopodium phylogenetisch aus der Verschmelzung mehrerer Bündel hervorgegangen ist, so würde es sich darum handeln, die physiologischen Vorteile einer solchen Verschmelzung ausfindig zu machen.

Gehen wir nun zur physiologischen Erklärung des kollateralen Bündelbaues über, so haben wir Stamm und Blatt auseinanderzuhalten.

Zunächst soll der Übergang vom konzentrischen zum kollateralen Typus in einem Laubblatte besprochen werden, den man nach meinen Untersuchungen in den Blattwedeln der Farne von Stufe zu Stufe verfolgen kann. Man beobachtet hier gewöhnlich schon im Blattstiele, zum mindesten in den Hauptrippen der Wedelspreite, daß der Hadromteil der konzentrisch gebauten Bündel seine zentrische Lage mehr und mehr verläßt und, der morphologischen Oberseite des Blattes zustrebend, das oberseits gelegene Leptom gewissermaßen beiseite drängt. So kommt nun zunächst ein exzentrischer Bündelbau zustande. Schließlich wird aber die dünne Leptomschicht der Oberseite ganz durchbrochen und die kleineren Gefäßbündel der Spreite sind kollateral geworden. Aus diesen leicht zu beobachtenden Tatsachen folgt also für die Farne mit Notwendigkeit, für die Phanerorgamen mit größter Wahrscheinlichkeit, daß der kollaterale Bau des Gefäßbündels und seine Orientierung im flach ausgebreiteten Laubblatt eine Folgeerscheinung der Dorsiventralität des Blattes ist. Sie hängt zweifellos mit der physiologischen Funktion des Laubblattes zusammen, und auch diese Annahme wird durch die vergleichende Anatomie des Farnblattes gestützt. Je ausgesprochener nämlich das spezifische Assimilationsgewebe, die Palisadenschicht, ausgebildet ist, desto durchgreifender ist der kollaterale, beziehungsweise exzentrische Bau des Bündelsystems. Das Palisadengewebe übt auf das Hadrom der darunter sich ausbreitenden Gefäßbündel gewissermaßen eine Anziehung aus, so daß der konzentrische Bau in den exzentrischen und schließlich in den kollateralen übergeht. Dieser Einfluß des Palisadengewebes auf die Lagerung des Hadroms erklärt sich zweifellos dadurch, daß letzteres das Assi-

milationsgewebe mit Wasser und Nährsalzen zu versorgen hat. Der Austritt dieser Stoffe aus dem Gefäßbündel wird demnach hauptsächlich nach oben zu erfolgen und bei konzentrischem Bau des Bündels durch eine Leptomschicht verzögert werden. Zur Herstellung eines möglichst direkten Stoffverkehrs zwischen Hadrom und Palisadengewebe dringt also das erstere nach oben vor, und die oberseitige Leptomschicht verschwindet gänzlich. Da der Austritt des Wassers und der Nährsalze hauptsächlich aus den schwächeren Gefäßbündeln erfolgt, so erklärt es sich, weshalb im Farnblatte bloß die zarten Bündel kollateral gebaut sind.

Ein und dasselbe Prinzip beherrscht also nach den hier vorgetragenen Anschauungen den direkten Übergang der konzentrischen Gefäßbündel zum radialen, wie zum kollateralen Typus. Hier wie dort handelt es sich um eine Erleichterung des Stoffverkehrs, die in den Wurzeln den Eintritt, im Laubblatt den Austritt der vom Hadrom hauptsächlich geleiteten Stoffe — des Wassers und der Nährsalze — betrifft. Der radiäre Bau der Wurzeln hat ein allseitig radiales, der dorsiventrale Bau des Laubblattes ein bloß einseitiges Vordringen des Hadroms zur Folge, und so kommt es zur Ausbildung zweier ganz verschiedener Bündeltypen.

Wenn außer den dorsiventralen Laubblättern auch Kelch- und Blumenblätter, Niederblätter, Knospentegmente usw. kollaterale Gefäßbündel mit nach oben gekehrtem Hadrom besitzen, so dürfte es sich hier höchstwahrscheinlich um eine Vererbungserscheinung handeln. Alle jene verschiedenen Blattbildungen sind nämlich phylogenetisch jedenfalls aus grünen Laubblättern hervorgegangen.

Im Stamme der Dikotylen, Gymnospermen und Equiseten, wo die kollateralen Gefäßbündel mit auswärts gekehrtem Leptom und einwärts gekehrtem Hadrom in einem Kreis angeordnet sind, läßt sich eine Vorstellung von dem Zustandekommen des kollateralen Bündelbaues auf Grund der phylogenetischen Verhältnisse gewinnen. Der ganze Gefäßbündelkreis repräsentiert hier samt dem von ihm umschlossenen Mark, den die Bündel seitlich trennenden primären Markstrahlen und dem äußeren Gewebemantel, welcher bis zur Endodermis oder Stärkescheide reicht, dem Pericykel, einen einzigen Zentralzylinder, der dem Zentralzylinder der Wurzel oder dem eines noch jungen Farnstammes homolog ist. Es fragt sich jetzt, wie dieser Zentralzylinder mit seinen oft zahlreichen kollateralen Gefäßbündeln aus dem primären Zentralzylinder, der im wesentlichen ein konzentrisch gebautes Gefäßbündel mit zentralem Hadromteile vorstellt, entstanden ist.

Schon bei den Wurzeln tritt in der Mitte des Zentralzylinders nicht selten ein parenchymatisches Mark auf (Fig. 142), so daß das Gefäßbündelgewebe auf dem Querschnitte zu einem Ring erweitert wird. So ist es auch in der Mitte des ursprünglich hadrozentrisch gebauten Stammbündels zur Bildung eines Markzylinders gekommen, dessen Durchmesser allmählich immer größer wurde. Das Gefäßbündelgewebe des Zentralzylinders erweiterte sich zu einem aus Leptom und Hadrom bestehenden Doppelringe, bzw. Hohlzylinder. Welche Erscheinung dabei die primäre gewesen ist, das Auftreten eines Markes, oder die Tendenz des Gefäßbündelgewebes, die zentrale Lagerung mit einer mehr peripheren zu vertauschen, läßt sich nicht mit Sicherheit angeben; wahrscheinlich sind beide

Momente physiologisch wirksam gewesen. Vor der Ausbildung des mechanischen Systems, das zweifellos zu den phylogenetisch jüngsten Gewebesystemen gehört, hat hauptsächlich das derbwandige Hadrom die nötige Festigkeit der Organe herzustellen gehabt, wie solches ja auch noch heutzutage bei vielen schwächer gebauten Pflanzen zutrifft. In biegungsfesten Organen strebte daher das Hadrom nach peripherer Anordnung in Gestalt eines Hohlzylinders, und auf diese Weise wurde dann auch das dem Hadrom vorgelagerte Leptom nach außen gedrängt. Auch das Bedürfnis nach einer rascheren Versorgung der transpirierenden Rinde mit Wasser mag bei dem Vorrücken des Hadroms gegen die Peripherie zu mitgewirkt haben. Andererseits bot auch die Entstehung eines parenchymatischen Markzylinders mancherlei physiologische Vorteile, worunter ich bloß einen hervorheben will: der Stamm gelangte dadurch in den Besitz eines Gewebes für zeitweilige Stoffspeicherung, so daß die primäre Rinde in höherem Maße der Stoffleitung dienstbar gemacht werden konnte.

Die Zerklüftung des Leptom- und Hadromringes in einzelne kollaterale Gefäßbündel war dann wohl eine Folge des Bedürfnisses, das stoffspeichernde Mark in ausgiebiger Weise mit der stoffleitenden Rinde in Verbindung zu setzen. Es entstanden die primären Markstrahlen, deren Anfänge wohl nur radial vorspringende Leisten des Markzylinders waren, die zunächst bloß das Hadrom in einzelne Bündel zerklüfteten, den Leptomring aber noch intakt ließen. Diese Übergangsstufe hat sich nach den sorgfältigen Untersuchungen von Zenetti im Bau des Zentralzylinders des Stammes von Osmunda regalis bis auf die Gegenwart erhalten. Der Osmundastamm ist in dieser Hinsicht ein Überbleibsel aus jener Periode in der phylogenetischen Entwickelung des Pflanzenreiches, in der sich der Übergang vom konzentrischen Bündeltypus zum Gefäßbündelkreise vollzogen hat. Sobald dann die radialen Fortsätze des Markzylinders auch das Leptom durchbrochen hatten und damit zu vollständigen primären Markstrahlen geworden waren, ist die Zerklüftung des Gefäßbündelgewebes des Zentralzylinders in eine Anzahl isolierter, kollateraler Gefäßbündel mit nach auswärts gekehrtem Leptom vollzogen gewesen.

Die Anordnung der kollateralen Gefäßbündel in einen einzigen Kreis, wie wir sie bei den Equiseten, Gymnospermen und den meisten Dikotylen beobachten, muß demnach wohl als eine ursprünglichere Erscheinung gelten, als die Anordnung in mehreren Kreisen, wie sie bei verschiedenen Dikotylen vorkommt, und die auf dem Querschnitte des Stammes zerstreute Anordnung, welche für die Monokotylen charakteristisch ist. Da auf diese Verhältnisse in einem späteren Kapitel noch ausführlicher zurückzukommen sein wird, so mag hier nur noch die Bemerkung Platz finden, daß für diese abweichenden Anordnungsverhältnisse in erster Linie sicherlich nur physiologische Momente maßgebend gewesen sind, und daß es ein verfehltes Beginnen wäre, wenn man auch bei diesen abweichenden Typen sämtliche Gefäßbündel von dem ursprünglichen Gefäßbündelgewebe des Zentralzylinders phylogenetisch ableiten wollte. Das Gefäßbündelsystem ist ebensowenig eine phylogenetische Einheit wie die übrigen physiologischen Systeme. Nachdem einmal im Idioplasma die Anlagen für den kollateralen Gefäßbündelbau zur Entwickelung gelangt waren, konnten auch unabhängig von dem primären Gefäßbündelgewebe des Zentralzylinders überall dort, wo es das physiologische Bedürfnis erheischte, im Markgewebe, oder in

der primären Rinde, als Anastomosen in den Stammknoten und in den Blattspreiten neue Gefäßbündel angelegt werden, die dann mithin phylogenetische Neubildungen vorstellten.

Wie wir gesehen haben, sind die kollateralen Gefäßbündel im Stamme so orientiert, daß das Leptom der Peripherie, das Hadrom der Achse zugekehrt ist. Diese Anordnung ist das Ergebnis zweier gleichsinnig wirkender Momente. Im Laubblatt ist das Hadrom aus physiologischen Gründen der Oberseite, das Leptom der Unterseite zugekehrt. Wenn nun ein solches Bündel ohne nennenswerte Drehung aus dem Blatt in den Stamm einbiegt, so würde die oben angegebene Orientierung im Stamm auch dann gegeben sein, wenn nicht auch das zweite, phylogenetische Moment dieselbe Orientierung zur Folge hätte. Denn nach der Zerklüftung des ursprünglichen, aus einem konzentrischen Gefäßbündel mit peripherem Leptomteil bestehenden Zentralzylinders müssen, wenn Leptom und Hadrom ihre gegenseitige Lagerung beibehalten, die kollateralen Bündel die angegebene Orientierung zeigen. Damit ist aber nicht ausgeschlossen, daß diese Orientierung der Bündel im Stamme gleichfalls von manchen Vorteilen begleitet ist. Bei den Dikotylen und Gymnospermen steht sie z. B. im engsten Zusammenhange mit den Vorgängen des sekundären Dickenwachstums; ferner wird im biegungsfesten Stengel das nach auswärts gekehrte Leptom um so leichter Gelegenheit finden, sich an schützende Baststränge und Bastringe anzulehnen.

Die Schutzbedürftigkeit des Leptoms kann unter Umständen sogar eine im Vergleich zur normalen verkehrte Lagerung des ganzen Gefäßbündels bedingen. So schließen sich nach Heinricher die kleinen rindenständigen Bündel der Centaureen mit ihren Leptomteilen häufig an das subcorticale Stereom an und wenden ihr Hadrom nach auswärts. Damit ist zugleich der Vorteil verbunden, daß das wasserleitende Hadrom unmittelbar an das Assimilationssystem grenzt. — Derartige Abweichungen von der normalen Orientierung der kollateralen Gefäßbündel sind auch sonst nicht selten.

Wir haben jetzt noch zwei Typen des Gefäßbündelbaues zu betrachten, die sich vom einfach kollateralen Typus ableiten lassen.

Was zunächst das bikollaterale Gefäßbündel betrifft, so wurde bereits erwähnt, daß es sich von dem einfach kollateralen durch das Vorhandensein zweier Leptomteile unterscheidet; der eine von diesen grenzt an den Außenrand, der andere an den Innenrand des Hadromteiles. Man darf diese Verdoppelung des Leptoms mit um so größerer Berechtigung als eine Folge gesteigerter Leitungsansprüche an dieses Gewebe ansehen, als in einem und demselben Stengel außer den bikollateralen Bündeln häufig auch isolierte Leptomstränge auftreten, z. B. bei den Cucurbitaceen, Cichoriaceen und manchen Solanaceen. Es fragt sich jetzt nur, weshalb es die Pflanze vorzieht, anstatt der einfachen Querschnittsvergrößerung des äußeren Leptomteiles das Gefäßbündel noch mit einem inneren Leptombeleg auszustatten. Die Antwort hierauf wird möglicherweise in dem Hinweis auf die Schutzbedürftigkeit des Leptoms bestehen. In dem Abschnitt über das sekundäre Dickenwachstum werden wir noch ausführlicher hören, daß, wenn das peripher gelagerte Leptom eine größere Mächtigkeit erlangt, sehr häufig besondere Schutzeinrichtungen in Form von lokalmechanischen Baststrängen und Bastplatten notwendig werden, welche sich

zwischen die Leptomschichten einschieben. In einjährigen Stammorganen wird der gleiche Effekt mit geringerem Materialaufwande dadurch erzielt, daß ein Teil des Leptoms auf die Innenseite des derben Hadroms verlegt wird, wo neben dem hierdurch erlangten Schutz auch die Zug- und Druckspannungen bei eventuellen Biegungen auf ein geringeres Maß eingeschränkt sind.

Das Auftreten zweier Leptomteile hängt aber möglicherweise auch damit zusammen, daß gesonderte Leitungsbahnen für zwei entgegengesetzte Stromrichtungen geschaffen werden. Für die bikollateralen Blattbündel von Cucurbita gibt A. Fischer an, daß der obere Leptomteil hauptsächlich in noch jungen Blättern funktioniert, in ausgewachsenen dagegen entleert ist, während der untere Leptomteil auch im ausgewachsenen Blatt inhaltreiche Siebröhren führt. Strasburger folgert daraus, daß der obere Leptomteil, der überdies englumige Siebröhren besitzt, bloß dem noch wachsenden Blatte Baustoffe zuführt und dann seine Rolle ausgespielt hat, während das untere Leptom wie bei anderen Pflanzen mit einfach kollateralen Bündeln zur Aufnahme und Ableitung der in den Blättern erzeugten organischen Stickstoffverbindungen dient.

Durch mancherlei Übergänge sind mit den kollateralen die konzentrischen Bündel mit zentralem Leptom, die leptozentrischen Bündel, verbunden, deren besonders häufiges Vorkommen in Monokotylenrhizomen und im Markgewebe verschiedener Dikotylen bereits einen Fingerzeig abgibt, in welcher Richtung man die physiologische Erklärung dieses Bündelbaues zu suchen hat. Es sind hauptsächlich stoffspeichernde Organe und Gewebe, in denen leptozentrische Bündel auftreten, wobei es sich hauptsächlich um die Speicherung von Kohlehydraten und eventuell auch von Wasser handelt. Die ringförmige Ausbreitung des Hadroms um das Leptom herum hat nun, wie Strasburger hervorgehoben hat, augenscheinlich die Bedeutung, eine möglichst große Anzahl von Tracheen und Tracheiden mit dem benachbarten Speichergewebe in direkte Berührung zu bringen. Da nun, wie wir in einem späteren Abschnitte sehen werden, die Wasserleitungsbahnen verschiedener Holzgewächse im Frühjahr bei der Entfaltung von Laub- und Blütensprossen auch Kohlehydrate leiten, so wäre es möglich, daß die Gefäße und Tracheiden der leptozentrischen Bündel in gleicher Weise fungieren und daß ihre periphere Lagerung eine rasche Entleerung der Speichergewebe begünstigt. Dies gilt natürlich auch für die eventuell gespeicherten Wassermengen. Jedenfalls hat diese von Strasburger aufgestellte Erklärung des leptozentrischen (amphivasalen) Bündelbaues manches für sich.

C. Die Leitbündelendigungen.

Die letzten zahlreichen Auszweigungen der Gefäßbündel enden gewöhnlich im Assimilationssystem der Blätter, weil dieses Gewebe einesteils an die Wasserversorgung die größten Ansprüche stellt und andernteils die von ihm erzeugten Assimilate an das Leitungssystem abzuliefern hat. Diese beiden Momente finden auch im Bau der Leitbündelenden ihren Ausdruck, welcher sich einesteils immer mehr vereinfacht, andernteils gewisse Eigentümlichkeiten zeigt, die nur an den Bündelenden zu beobachten sind.

Der Hadromteil des Gefäßbündelendes besteht in der Regel bloß aus einer oder wenigen Reihen von Tracheiden, deren Wandungen spiralig oder netz-

faserig (mit engen Quermaschen) verdickt sind. Diese zarten Wasseradern werden von den die Kohlehydrate leitenden Parenchymscheiden umhüllt, die über den meist etwas erweiterten Enden der Tracheidenreihen haubenartig zusammenschließen (Fig. 146). Ausnahmsweise können die Tracheidenenden auch frei in die Interzellularräume hineinragen. Dies kommt z. B. sehr häufig bei den dickblätterigen Euphorbien vor (Euph. biglandulosa, Myrsinites), wo die in das Durchlüftungssystem des Blattes hineinragenden Tracheiden oft blasig oder kugelig erweiterte Enden besitzen. Bei manchen Pflanzen sind die Endtracheiden besonders weit: die Endstationen des Wasserleitungssystems werden zu zahlreichen kleinen Wasserreservoiren erweitert, die aber erst im Abschnitt über das Speichersystem eingehender zu besprechen sind. Ebenso können auch die zu Wasserausscheidungsorganen umgewandelten oder in diese hinein sich erstreckenden Gefäßbündelenden der Blattzähne zahlreicher Pflanzen erst in einem späteren Abschnitte geschildert werden.

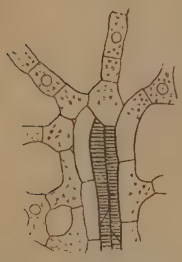


Fig. 146. Gefäßbündelende im Laubblatt von Ficus elastica. Es besteht aus zwei Reihen von Spiraltracheiden, die von einer links zweischichtigen Leitparenchymscheide umhüllt werden.

Nur selten begleitet der Leptomteil des Gefäßbündelendes das Hadrom bis zuletzt; gewöhnlich endigt er bereits früher. Bei den Angiospermen nimmt, wie A. Fischer gezeigt hat[22]), die Weite der Siebröhren immer mehr ab, auch werden nur unvollkommene Siebplatten ausgebildet. Die Geleitzellen dagegen behalten ihren früheren Durchmesser, oder vergrößern ihn sogar (Fig. 147 *B*, *C*). Bezüglich der Weite der Siebröhren und Geleitzellen herrscht also in den Gefäßbündelenden das umgekehrte Verhältnis, wie in den stärkeren Bündeln des Blattes und Stammes: die Geleitzellen sind weiter als die Siebröhren. In den letzten Zellen des Leptoms unterbleiben gewöhnlich die zur Bildung von Siebröhrengliedern und Geleitzellen führenden Teilungen (Fig. 147 *A*); die betreffenden Elemente besitzen gleich den Geleitzellen einen reichen Plasmainhalt mit relativ großem Zellkern und werden von A. Fischer mitsamt den weitlumigen Geleitzellen des Bündelendes als Übergangszellen bezeichnet. Ihre physiologische Bedeutung ist noch unaufgeklärt. Wahrscheinlich kommt ihnen dieselbe Aufgabe zu wie den Geleitzellen.

Den Assimilationsorganen der Coniferen und Cycadeen fehlen die feineren Verzweigungen der Gefäßbündel. Damit nun das Wasser aus den Hauptadern gleichmäßig in das transpirierende Blattgewebe einströmen könne, schließt sich an den Hadromteil der Blattbündel beiderseits ein aus wasserleitenden Tracheiden bestehendes Gewebe an, das von Mohl als Transfusionsgewebe bezeichnet wurde[23]) (Tracheidensäume nach de Bary). Es springt entweder in Form zweier gerader Flügel in das benachbarte Assimilationsgewebe ein, oder es umfaßt den Hadrom- oder den Leptomteil, bei Picea excelsa und den Kiefern das ganze Bündel. Wie bereits von de Bary gefunden wurde, besteht das Transfusionsgewebe aus parenchymatischen Tracheiden mit Hoftüpfeln, deren Wandungen bei den Cupressineen mit eigentümlichen, zapfenartigen Fortsätzen ver-

sehen sind. Die Tracheidenwände sind überdies häufig spiral- oder netzfaserig verdickt; dies gilt nach Scheits Beobachtungen namentlich für jene Fälle, wo das Transfusionsgewebe unmittelbar an das Assimilationssystem grenzt. Wenn aber, wie bei den Abietineen und besonders den Pinusarten, das Transfusionsgewebe innerhalb einer derbwandigen Parenchymscheide liegt, so wird die Versteifung des ersteren durch Netzfaserverdickungen überflüssig, und die Tracheidenwände sind nur mit einfachen Hoftüpfeln versehen. — Die quantitative Ausbildung

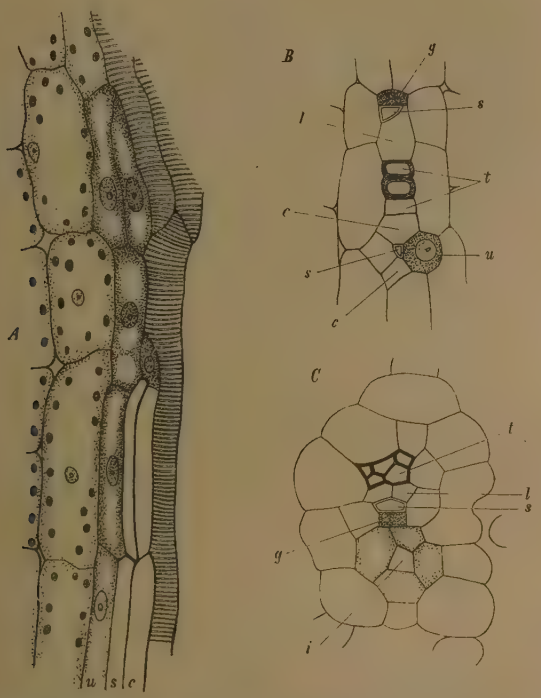


Fig. 147. *A* Längsschnitt durch das Gefäßbündelende eines Blattzahnes von Fuchsia globosa; *u* Übergangszellen, *s* Siebröhre, *c* Cambiformzellen. *B* Querschnitt durch ein bikollaterales Bündelende in der Blattspreite von Ecballium Elaterium; *t* Tracheiden, *l* Leitparenchym, *c* Cambiformzellen, *s* Siebröhre, *g* Geleitzelle, *u* Übergangszelle (auffallend weite Geleitzelle). *C* Querschnitt durch ein Bündelende in der Blattspreite von Aralia Sieboldii, *t* Tracheiden, *l* Leitparenchym, *s* Siebröhre, *g* Geleit-(Übergangs-)Zelle, *i* interzellularer Sekretgang.

des Transfusionsgewebes ist nach den Mitteilungen Scheits von der durch Standortsverhältnisse bedingten Transpirationsgröße der Pflanze abhängig. Demnach erscheint z. B. das Transfusionsgewebe bei den einen mäßig feuchten, beschatteten Boden liebenden Fichten und Tannen verhältnismäßig schwach entwickelt. Die sonnige Standorte bewohnenden Kiefern dagegen besitzen ein stark entwickeltes Transfusionsgewebe.

Dem Tracheidensaum des Hadromteiles entspricht nach Strasburgers Beobachtungen ein vom Leptomteil ausgehender Saum aus weiten, großkernigen

und eiweißreichen Zellen, die offenbar die Übergangszellen der Gefäßbündelenden der Dikotylen vertreten und wohl auch der gleichen Aufgabe dienen. Strasburger hat diese Übergangszellen an den Flanken der Blattbündel verschiedener Coniferen (Pinus silvestris, Abies pectinata, Picea excelsa, Juniperus communis, Taxus baccata) und bei Cycas circinalis beobachtet. Sie sind nur an Alkoholmaterial deutlich erkennbar.

D. Die Schutzscheiden oder Endodermen[24]).

In zahlreichen Fällen werden die Gefäßbündel — teils einzeln, teils in ihrer Gesamtheit — von dem benachbarten Gewebe durch eine scheidenförmige Zellschicht von verschiedener morphologisch-phylogenetischer Bedeutung abgegrenzt, die von Caspary als Schutzscheide, von de Bary als Endodermis bezeichnet wurde. In anatomisch-physiologischer Hinsicht sind die Schutzscheiden von den Kohlehydrate leitenden Parenchymscheiden scharf geschieden.

Die Schutzscheiden oder Endodermen haben in erster Linie die Aufgabe, die Stoffleitung in bestimmte Bahnen einzuengen und einen vorzeitigen Austritt der geleiteten Stoffe aus den Gefäßbündeln zu verhindern. Außerdem haben sie den Gefäßbündeln sehr häufig auch einen mechanischen Schutz zu gewähren. Diesen beiden physiologischen Aufgaben entsprechen zwei Hauptmerkmale der Schutzscheiden: 1. ihre relative Impermeabilität, und 2. ihre mechanische Widerstandsfähigkeit.

Die Zellen der Schutzscheide stehen untereinander in lückenlosem Verbande. Gewöhnlich sind sie von gestreckt parenchymatischer Gestalt, seltener ausgesprochene Prosenchymzellen. Sie enthalten lebende Plasmakörper. Nach ihrer Membranbeschaffenheit lassen sich verschiedene Typen unterscheiden.

Beim ersten Typus (Kroemers Primärendodermzellen) sind die Wände ringsum dünn und bis auf gewisse Teile der Radialwände nicht verkorkt. Diese letzteren zeigen die Erscheinung des sog. »Casparyschen dunklen Striches oder Punktes«: ein schmaler, seltener breiter Längsstreifen der Radialwand erscheint bei mikroskopischer Untersuchung gewellt und auf dem Querschnitt bewirkt diese Wellung das Auftreten dunkler Schatten an den betreffenden Wandungsstellen. An den gewellten Wandungsstreifen ist die primäre Membran chemisch verändert; nach der herrschenden Ansicht handelt es sich gleichfalls um Verkorkung, wie bei den ringsum verkorkten Scheidenzellen. Nach neueren Untersuchungen von Kroemer läßt sich jedoch der fragliche Wandstreifen nicht mit Bestimmtheit als verkorkt bezeichnen; da es sich aber zweifellos um eine chemische Metamorphose der Zellmembran handelt, die auf Herabsetzung ihrer Permeabilität abzielt, so mag hier der Ausdruck »verkorkt« beibehalten werden. Dies ist auch deshalb gerechtfertigt, weil der Ausdruck »Verkorkung« noch immer ein Sammelname für verschiedene, untereinander verwandte chemische Metamorphosen ist, mit denen bestimmte physikalische Änderungen der Zellwand verknüpft sind.

Nach der Auffassung Schwendeners liegt im Casparyschen Strich oder Punkt nicht ein anatomisches Merkmal der Scheide, sondern nur eine charakteristische Eigentümlichkeit des mikroskopischen Bildes vor. Die Scheidenzellen sind nämlich infolge des eigenen oder des Turgors der Nachbarzellen elastisch

gespannt. Läßt dann infolge der Präparation der Turgor und mit ihm die Zugspannung nach, so verkürzen sich die chemisch unveränderten Zellulosewände weit mehr, als die verkorkten Wandungsstreifen, die weniger dehnsam und deshalb auch weniger kontraktionsfähig sind. Die verkorkten Streifen müssen sich demnach notwendig in Falten werfen. van Wisselingh stimmt dieser Erklärung für manche Fälle zu, doch ist er der Ansicht, daß bei verschiedenen Pflanzen die Wellung eine von der Präparationsweise unabhängige, auch im intakten Organ vorhandene Erscheinung ist. Sie würde in diesen Fällen auf gesteigertem Flächenwachstum der verkorkenden Wandpartien beruhen.

Der zweite Typus (Kroemers Sekundärendodermzellen) charakterisiert sich dadurch, daß den primären Wänden, wie sie beim ersten Typus auftreten, ringsum eine dünne Suberinlamelle und dieser noch eine zarte Zellulose-lamelle aufgelagert wird. Die Wände zeigen derart nach Höhnel und Kroemer den typischen Bau von Korkzellmembranen. In den Radialwänden lassen sich nach van Wisselingh häufig noch die Casparyschen Striche oder Punkte wahrnehmen (Funkia ovata, Convallaria majalis, Tradescantia virginica u. a.).

Beim dritten Typus (Kroemers Tertiärendodermzellen) verdickt sich die Zelluloselamelle des zweiten Typus, die als tertiäre Membranschicht angelegt wird, sie zeigt eine mehr oder minder deutliche Schichtung und wird von Tüpfelkanälen durchsetzt, die bis zur Suberinlamelle reichen. Die Verdickung kann ringsum gleichmäßig erfolgen; man pflegt dann mit Russow von O-Scheiden zu sprechen; wenn sich die Verdickung nur auf die Radial- und Innenwände beschränkt, so liegt eine C-Scheide vor. Übrigens ist hervorzuheben, daß sich bezüglich der Verdickungsweise selbst Arten der gleichen Gattung (Carex, Smilax, Ruscus, Potamogeton) ungleich verhalten können; in mechanischer Hinsicht sind eben derlei Verschiedenheiten der Konstruktion ziemlich gleichwertig. — Die tertiären Verdickungsschichten sind in der Regel verholzt, bei einzelnen Gramineen nach Klinge verkieselt.

Gehen wir nun auf den Zusammenhang zwischen Membranbeschaffenheit und physiologischer Funktion der Endodermen ein, so ist zunächst hervorzuheben, daß die Verkorkung der Wandungen, das Auftreten von Suberinlamellen, die geringe Permeabilität der Schutzscheide bedingt. Diese physiologisch so wichtige Eigenschaft ist von Schwendener durch direkte Versuche mittels färbender Lösungen nachgewiesen worden. Sie läßt sich aber auch aus verschiedenen natürlichen Vorkommnissen erschließen; so stirbt z. B. bei zahlreichen Gramineen- und Cyperaceenwurzeln die primäre Rinde verhältnismäßig frühzeitig ab und vertrocknet, wogegen der von der Schutzscheide umhüllte Zentralstrang auch späterhin aus vollständig lebensfrischem Gewebe besteht und in normaler Weise weiter fungiert. In den Wurzeln wird die Schutzscheide oft erst spät impermeabel, wenn jeder Stoffverkehr mit der Rinde überflüssig geworden ist; so z. B. bei Gramineen, Cyperaceen, Juncaceen, manchen Palmen und anderen Monokotylen. Die Schutzscheide ist dann überall gleichmäßig impermeabel. Dagegen zeichnen sich die Schutzscheiden zahlreicher Liliaceen, Orchideen, Dikotylen und Farnkräuter auch in vollkommen ausgebildetem Zustande durch eine streng lokalisierte Permeabilität aus, die auch anatomisch nachweisbar ist. Die Scheidenzellen sind hier von zweierlei Art; zwischen den typisch ausgebildeten Elementen liegen solche mit permeablen,

unverkorkten Tangentialwänden, und außerdem zeigen die Wandungen dieser Durchlaßzellen keinerlei Verdickungen. Auf dem Wurzelquerschnitte liegen die permeablen Elemente stets in gleichen Radien mit den Gefäßplatten, den primordialen Gefäßen gegenüber (Fig. 148); in der Flächenansicht erscheinen sie bald vereinzelt, bald zu Längsreihen vereinigt. Daß es sich hier tatsächlich um Durchgangsstellen handelt, wurde von Schwendener gleichfalls auf experimentellem Wege dargetan; auf Grund seiner Versuche erklärt er auch die physiologische Bedeutung der Durchgangsstellen und ihre topographische Abhängigkeit von den Gefäßen. Bei dem Umstande, daß die letzteren als wasserführende Röhren fungieren, dienen die Durchgangsstellen zweifellos dazu, »die Verbindung zwischen dieser Wasserleitung und der lebensfrischen Rinde auf dem nächsten

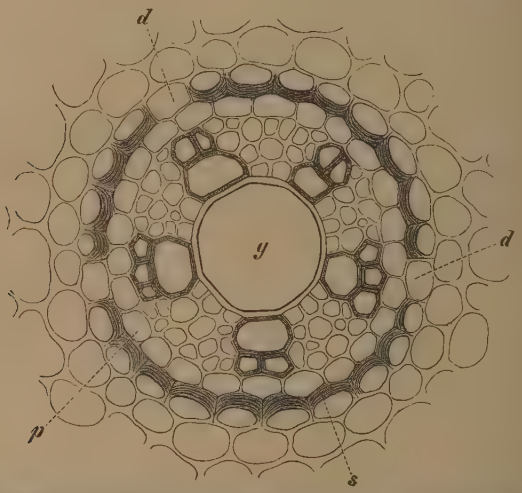


Fig. 148. Radiales Gefäßbündel der Wurzel von Allium ascalonicum. *y* zentrales großes Gefäß, von welchem die fünf Hadromplatten ausstrahlen. *p* Pericambium. *s* Schutzscheide. *d d* die den Hadromteilen opponierten Durchlaßzellen.

Wege herzustellen; es sind das gleichsam die offenen Seitenschleusen eines ausgedehnten Berieselungssystems, als dessen Hauptadern die großen Gefäße fungieren«.

Auch in den Blatt- und Stammorganen entspricht die Verteilung der Durchgänge dem ebengenannten Prinzip. Eine gewisse Abweichung macht sich aber in den Laubblättern verschiedener Orchideen und Bromeliaceen bemerkbar. Hier liegen die Durchgangsstellen nicht auf der Innenseite der kollateralen Gefäßbündel, unmittelbar vor den primordialen Ring- und Spiralgefäßen, sondern auf beiden Seiten des Bündels zwischen Leptom und Hadrom, ja meistens sogar gegen ersteres etwas verschoben. Dies deutet, wie Schwendener bemerkt, offenbar darauf hin, daß jene Verkehrswege auch zum Leptom in Beziehung treten.

Die relative Impermeabilität jener Schutzscheiden, bei welchen außer den radialen auch die Tangentialwände verkorkt sind, die also wie beim 2. und

3. Typus ringsum verlaufende Suberinlamellen besitzen, erscheint durch dieses histologische Merkmal genügend verständlich. Anders verhält sich aber die Sache, wenn wie beim 1. Typus, sämtliche Scheidenzellen mit unverkorkten Tangentialwänden versehen sind und die »Verkorkung« sich nur auf jenen schmalen Längsstreifen der Radialwände beschränkt, der oben als »Caspary-scher Strich oder Punkt« beschrieben wurde.

Hinsichtlich der funktionellen Bedeutung dieser verkorkten Wandungsstreifen sind verschiedene Ansichten geäußert worden. Nach Schwendener kommt dem von ihnen gebildeten hohlzylindrischen Netzwerk bloß eine mechanische Bedeutung zu; die Scheide wirkt ähnlich wie das schützende Netzwerk eines Luftballons. Nach Strasburgers Auffassung haben die verkorkten Streifen der Radialwände nur insofern eine mechanische Bedeutung, als sie die Festigkeit des seitlichen Zusammenhanges der Scheidenzellen erhöhen und bei tangentialer Dehnung der Scheide verhindern, daß die Zellen an irgendeinem Punkt auseinander treten und einen radialen Interzellulargang zwischen sich bilden. Auf diese Weise bleibt das Durchlüftungssystem der Rinde von dem der Gefäßbündel dauernd abgeschlossen, wodurch das Zustandekommen eines hohen negativen Luftdruckes in den Wasserleitungsröhren ermöglicht wird. Auf die Bedeutung der Schutzscheide als Druckgrenze zwischen der Rinde und dem Zentralzylinder der Wurzeln hat übrigens schon früher de Vries hingewiesen, der auch gezeigt hat, daß, wenn man in den Zentralzylinder einer abgeschnittenen Wurzelspitze Wasser unter hohem Druck einpreßt, aus dem in der Nähe der Spitze angeschnittenen Rindenparenchym so lange kein Wasser ausfließt, als die Schutzscheide unversehrt bleibt. Die lebenden Protoplasten der Scheide lassen kein Wasser durch, da der in ihnen herrschende Turgordruck um vieles höher ist, als der in Gefäßen und Tracheiden herrschende Blutungsdruck: und im Zellwandnetz der Scheide verhindert das Rahmenwerk der verkorkten Wandungsstreifen an den radialen Wänden den Wasserdurchtritt. Dasselbe gilt natürlich auch für die im Wasser gelösten Stoffe, die im Gefäßbündel geleitet werden, und denen nötigenfalls die Plasmahäute der Scheidenzellen und dazwischen die verkorkten Wandungsstreifen der Radialwände den Austritt verwehren. So kann also auch eine Schutzscheide mit nur partiell verkorkten Zellwänden auf die in den Gefäßbündeln geleiteten Stoffe von eindämmender Wirkung sein.

Durch die bloße Verkorkung der Wandungen erfährt die mechanische Widerstandsfähigkeit der Schutzscheide natürlich noch keine beträchtliche Steigerung. Hierzu sind ausgiebige Wandverdickungen notwendig, wie sie beim 2. und 3. Typus auftreten. Übrigens erfahren die Endodermen noch sehr häufig eine mechanische Verstärkung durch Wandverdickung im Nachbargewebe. Bei den Farnen sind es sogar ausschließlich die angrenzenden Rindenzellwände, welche verdickt werden; die Scheidenzellwände selbst bleiben dünnwandig. In dem der Schutzscheide benachbarten Rindengewebe der Wurzeln treten bei Taxus, den Cupressineen, Viburnum, einigen Pomaceen usw. Verdickungsleisten auf, welche zusammen ein dichtes Fasernetz bilden und hinsichtlich ihrer Wirksamkeit den obenerwähnten verkorkten Wandungsnetzen zur Seite gestellt werden können. Mit Rücksicht auf die Querschnittsform der verdickten Wände bezeichnet Russow diese Verstärkungsscheiden als Φ-Scheiden. In den Wurzeln der Laurineen findet bloß eine lokale Verstärkung der Scheide durch Bastbelege

über den Leptomsträngen statt; auch die Schutzscheide selbst erfährt über dem zarten Leptom nicht selten eine deutliche Verdickung, indem sich die betreffenden Scheidenzellen in radialer Richtung etwas strecken (Luftwurzeln der Orchideen, Irideen).

So gewiß nun alle diese Verstärkungseinrichtungen die mechanische Widerstandsfähigkeit der Scheide erhöhen müssen, so schwer fällt es andererseits, eine vollkommen klare Vorstellung von der mechanischen Inanspruchnahme der Schutzscheide zu gewinnen. Als sicher ist aber anzunehmen, daß hier in erster Linie die zwischen dem Grundparenchym und den Gefäßbündeln bestehende Gewebespannung in Betracht kommt. Die hieraus resultierenden Zug- und Druckspannungen werden — soweit es sich um die schutzbedürftigen Gefäßbündel und namentlich um die Leptomstränge handelt — durch die entsprechend gebauten Schutzscheiden unschädlich gemacht. »Junge Iriswurzeln zeigen z. B. nur eine sehr schwache Gewebespannung und besitzen demgemäß eine unverdickte Scheide; in älteren Wurzeln dagegen erreicht die Spannung ein viel höheres Maß, dann sind aber auch die Scheiden sehr stark verdickt.«

»Hieraus erklären sich«, sagt Schwendener, »zugleich die Beziehungen zu Klima und Standort. Es ist eine ausnahmslose Regel, daß die Wurzeln der Felsen- und Steppenpflanzen, soweit sie hier in Betracht kommen, verstärkte Scheiden besitzen. Namentlich kommen bei Gewächsen der wärmeren Zonen (Dasylirion, Restio usw.), ebenso bei einigen auf Kalkfelsen, an Mauern u. dgl. vegetierenden Farnkräutern unserer Gegend ganz außergewöhnliche Membranverdickungen vor. Offenbar ist es hier der periodische Wechsel zwischen reichlichem Wasserzufluß und anhaltender Trockenheit, welcher solche Anpassungen hervorgerufen hat. Ähnliche Verstärkungen finden sich aber auch bei manchen hydrophilen Gewächsen, deren Standorte zeitweise austrocknen, so z. B. bei Iris sibirica und Pseudacorus, Narthecium ossifragum, Tofieldia calyculata, Juncus glaucus und Jaquinii usw. Man begreift, daß hier ungefähr gleich starke Änderungen in der Turgeszenz der Gewebe eintreten, wie bei Felsen- und Steppengewächsen.«

»Wo dagegen der Standort konstant weich und feucht bleibt, wie z. B. in tiefen Mooren, in Altwassern, Seen u. dgl., da sind die Scheiden der Wurzeln ohne mechanische Verstärkungen aus Zellulose. So z. B. bei Najas, Potamogeton, Sparganium natans, Sagittaria sagittaefolia, Alisma natans, Calla palustris usw. Bei flutenden Wassergewächsen ist damit natürlich nicht ausgeschlossen, daß der Stamm unter Umständen, im Gegensatz zur Wurzel, Verstärkungen aufweist.«

Von welchen Umständen schließlich das Auftreten oder Fehlen von Schutzscheiden abhängt, ferner die Ausbildung von »Einzelendodermen« um einzelne Gefäßbündel herum, oder von »Gesamtendodermen« um den ganzen Zentralzylinder — ist noch nicht näher untersucht. Von Schwendener wurde gezeigt, daß die Blattbündel der Gräser in einzelnen Familien Schutzscheiden besitzen, in anderen nicht, und daß für das Fehlen oder Vorhandensein der Scheiden Klima und Standort nicht verantwortlich gemacht werden können. So besitzen z. B. die Blattbündel der Festucaceen durchgehends Endodermen, die Feuchtigkeit liebenden Glyceriaarten sowohl, wie die trockene Standorte bevorzugenden Festucaarten. Man wird daher den Grund für das Auftreten oder Fehlen von Endodermen in den Blättern der Gräser nicht in den ökologischen

Verhältnissen suchen müssen, sondern auf rein physiologischem Gebiet, in spezifischen Besonderheiten der Stoffleitungsvorgänge, vielleicht in noch unaufgeklärten Gewebekorrelationen, die in den einzelnen Familien verschieden sind. Auch die Erklärung des Auftretens von Einzel- oder Gesamtendodermen setzt eine eingehende Kenntnis aller einschlägigen Verhältnisse, der physiologischen sowohl wie der phylogenetischen, voraus. Warum z. B. der Stengel von Ranunculus aconitifolius, parnassifolius, amplexicaulis eine Gesamtendodermis besitzt, während R. Lingua und flammula, welche zur selben Sektion gehören, mit Einzelendodermen versehen sind, ist vorläufig noch gänzlich unbekannt.

IV. Die Anordnung und der Verlauf der Gefäßbündel[25]).

Das System der stoffleitenden Stränge durchzieht sämtliche Wurzel-, Stamm- und Blattorgane der Pflanze und kann sich sogar in Anhangsgebilde der Epidermis hinein erstrecken, wenn in diesen die Stoffleitung aus besonderen Gründen eine sehr lebhafte ist; als solche Anhangsgebilde werden wir in einem späteren Abschnitte die Verdauungsdrüsen von Drosera rotundifolia kennen lernen. Andererseits kann bei verminderter Stoffleitung in extremen Fällen die Ausbildung von Gefäßbündeln ganz unterbleiben, wie z. B. in dem schwimmenden Laube der Wolffien und noch einiger anderer Pflänzchen aus der Familie der Lemnaceen. Man sieht hieraus, daß auch für die Ausbildung des Leitungssystems vor allem das physiologische Bedürfnis maßgebend ist.

In der Anordnung der Gefäßbündel tritt eine überaus große Mannigfaltigkeit zutage, welche hinter der so wechselnden Anordnung der mechanischen Stränge kaum zurücksteht. Freilich fällt es bei der Erklärung der Gefäßbündelverteilung viel schwerer, in jedem einzelnen Falle das maßgebende physiologische Prinzip anzugeben; das Gefäßbündel ist eben eine Vereinigung von sehr verschiedenartigen Gewebeformen, und ein bestimmter Bündelverlauf, der für das eiweißleitende Leptom am vorteilhaftesten ist, muß nicht zugleich die rationellste Anordnung bezüglich der wasserleitenden Gefäße vorstellen. Dazu kommt, daß die Bündelverteilung nicht immer nur von ernährungsphysiologischen Prinzipien beherrscht wird. Auch das mechanische Prinzip greift hier oftmals in entscheidender Weise ein, sei es, daß zarte Bündel den Anschluß an schützende Skelettstränge suchen, oder daß starke, derbe Bündel selbst eine mechanische Rolle übernehmen. Ferner ist auch die äußere Gliederung der Pflanze ein bedeutsames Moment für die Anordnung des Leitungssystems: der Gefäßbündelverlauf im beblätterten Stamm ist der Regel nach von der Blattstellung abhängig, von welcher andererseits die Anordnung des Stereoms in viel geringerem Grade beeinflußt wird. Es spielen hier mit einem Worte die Korrelationen zwischen den einzelnen Organen und Geweben eine sehr durchgreifende Rolle.

A. Der Bündelverlauf im beblätterten Stamm.

Die Gefäßbündel folgen in ihrem Verlauf im allgemeinen der Längsachse des Stengels und halten mit dieser entweder die parallele Richtung ein, oder verlaufen in radial- oder tangential-schiefen Kurven. Gegen oben und unten zu können sich die Bündel verschieden verhalten. Sie können oben aus dem

Stengel in ein Blatt ausbiegen und heißen dann gemeinsame Stränge, deren im Stamme verlaufende Schenkel als Blattspurstränge bezeichnet werden. Die Gefäßbündel können aber auch stets im Stamme bleiben und mit diesem fortwachsen; dies sind die stammeigenen Stränge, an welche sich häufig Blattbündel seitlich ansetzen. Gegen unten zu kann das Bündel isoliert bleiben oder sich an ein anderes anlegen und mit diesem zu einem verschmelzen, wonach man zwischen getrennt- oder vereintläufigen Strängen unterscheidet. — Aus einem einzelnen Blatte tritt entweder bloß ein Blattspurstrang in den Stengel oder deren mehrere. Ist letzteres der Fall, so verschränken sich die einzelnen Stränge oftmals mit den Strängen anderer Blattspuren, und durch die Spaltung des einzelnen Spurstranges in zwei bis mehrere Schenkel kompliziert sich der Bündelverlauf manchmal in hohem Grade.

Nach diesen allgemein orientierenden Bemerkungen sollen nun die hauptsächlichsten Typen des Gefäßbündelverlaufes geschildert werden.

1. Der einfachste und primärste Typus weist einen axilen Strang auf, von dem aus einzelne Bündel abzweigen und in die Blätter eintreten. Dieser axile Strang ist entweder stammeigen oder er baut sich aus den axilen Schenkeln der sukzessiven Blattspurstränge auf und bildet so ein Sympodium.

In den Stämmchen der Polytrichaceen, den Keimpflänzchen der Farne, in den Stengeln von Hymenophyllum-, Gleichenia- und Lygodiumarten, ferner bei verschiedenen Selaginellen entspricht der axile Strang dem primären Zentralzylinder. Bei den Polytrichaceen verlaufen die Blattspurstränge im Stämmchen radial schief abwärts und treten schließlich an das konzentrisch gebaute Stammleitbündel heran. Ihre siebröhrenartigen und leitparenchymatischen Elemente verlieren sich im Leptommantel, die wasserleitenden Tracheiden dagegen dringen in ihn ein, durchziehen ihn in radialschiefer Richtung und schließen sich endlich den wasserleitenden Zellen des Hadromzylinders an. Bei anderen Laubmoosen mit bloß einfachem Zentralstrange vereinigen sich die Blattspurstränge entweder gleichfalls mit dem Zentralstrange (Splachnumarten, Voitia nivalis), oder sie erreichen diesen nicht und enden blind in der parenchymatischen Rinde des Stämmchens (Mniumarten). In diesen Fällen kann also der Zentralstrang den Blattspuren das Wasser nur durch Vermittelung des angrenzenden lebenden Rindengewebes zuführen. Die Unvollkommenheit des Leitungssystems, welche sich hierin ausspricht, ist namentlich deshalb von Interesse, weil sie zeigt, daß Stamm- und Blattbündel keine phylogenetische Einheit zu bilden brauchen, daß die Kontinuität des Gefäßbündelsystems der höheren Pflanzen phylogenetisch sehr wohl aus der nachträglichen Vereinigung von ursprünglich getrennten Blattspursträngen und stammeigenen Bündeln hervorgegangen sein kann.

Bei den Lycopodien und einer Anzahl von phanerogamen Wasserpflanzen, wie Bulliardia aquatica, Potamogeton, Hippuris, Myriophyllum, Ceratophyllum, Najas, Elodea canadensis u. a., ist der axile Strang sehr wahrscheinlich aus der Verschmelzung von mehreren Gefäßbündeln entstanden; bei den genannten Wasserpflanzen handelte es sich dabei jedenfalls um die Wiederverschmelzung der einzelnen Gefäßbündel des zerklüfteten Zentralzylinders. In den Stamminternodien verschiedener Potamogetonarten lassen sich die verschiedenen Stadien dieser Verschmelzung deutlich unterscheiden. Bei Potamogeton natans und perfoliatus sind die einzelnen Gefäßbündel, die den axilen

Strang zusammensetzen, noch deutlich als solche zu erkennen; sie sind einander dicht genähert und werden nur durch wenige Parenchymzellagen, den Rest des Markes und der primären Markstrahlen, voneinander getrennt. In diesem Parenchymgewebe verlaufen kleine Bastbündel. In höherem Grade verschmolzen sind die Gefäßbündel in den Internodien von Potamogeton lucens und gramineus, und bei P. pectinatus und pusillus läßt der axile Strang, der aus einem zentralen, die Stelle der Wasserleitungsröhren einnehmenden Interzellulargang und einem diesen umgebenden breiten Leptomringe besteht, seine Entstehung aus mehreren miteinander verschmolzenen Bündeln überhaupt nicht mehr erkennen. Dasselbe gilt für den im wesentlichen gleich gebauten axilen Strang von Zanichellia, Elodea, Hydrilla, Ceratophyllum, Najas (Fig. 149) u. a. Auf die Rückbildung des Wasserleitungssystems in diesen Strängen ist schon bei früherer Gelegenheit (S. 302) aufmerksam gemacht worden.

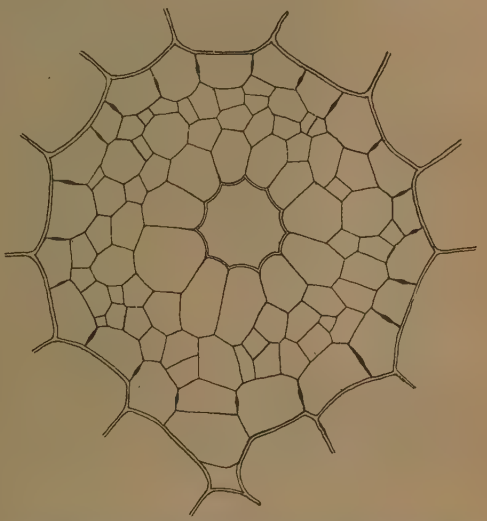


Fig. 149. Querschnitt durch das Gefäßbündel des Stengels von Najas major; in der Mitte ein Interzellulargang, umgeben von einem Kranze von Leitparenchymzellen; dann folgt der Leptomring und zu äußerst die Endodermis.

Daß gerade bei verschiedenen Wasserpflanzen eine Rückkehr zu dem einfachsten Typus der Gefäßbündelverteilung stattgefunden hat, erklärt sich nach Schwendener aus dem mechanischen Prinzip. Die Stengel der genannten Wasserpflanzen sind teils ihres beträchtlichen Luftgehaltes halber einem kontinuierlichen Zuge nach oben ausgesetzt, teils werden sie von der Strömung des Wassers auf Zugfestigkeit beansprucht. In stehenden oder langsam fließenden Gewässern, den gewöhnlichen Aufenthaltsorten jener Pflanzen, ist natürlich die mechanische Inanspruchnahme keine große, und die erforderliche Zugfestigkeit wird in genügender Weise durch die axile Anordnung der Gefäßbündelelemente hergestellt. Sie können um so leichter eine solche Lage annehmen, als ja das parenchymatische Rindengewebe gegen Austrocknung durch Wasserzufuhr seitens des Leitungssystems nicht geschützt zu werden braucht.

2. Den Übergang vom axilen Strange zu komplizierteren Typen des Bündelverlaufes repräsentiert der bei zahlreichen Farnen vorkommende Typus des einfachen Bündelrohres. Der anfänglich axile Strang erweitert sich mit der Erstarkung des Stammes zu einer Röhre, die ein parenchymatisches Markgewebe umschließt und von ebensolchem Rindengewebe umhüllt wird. Eine vollständige Isolierung des Markgewebes wird aber dabei vermieden, weil dieses teils als Leitparenchym, teils als Speichergewebe zu fungieren hat. Damit nun das

Leitparenchym der Blattstiele mit ihm in Verbindung treten könne, findet sich im Bündelrohr unter jeder Blattbasis eine bald größere, bald kleinere Lücke oder Spalte vor, die sogenannte Blattlücke. Das Bündelrohr erhält so bei dichtgedrängter Blattstellung und geringer Streckung des Stammes das Aussehen eines hohlzylindrischen Netzes. Von den Rändern der einzelnen Maschen, beziehungsweise Blattlücken zweigen sich die schief aufwärts steigenden Blattbündel ab (Fig. 150).

Bei manchen Farnen kommen Abweichungen von der geschilderten typischen Anordnung des Leitungssystems vor, die auf das Vorhandensein mehrerer konzentrischer Bündelringe (Pterisarten, Marattiaceen usw.) oder auf das Vorkommen von kleinen mark- und rindenständigen Bündeln neben dem einfachen Bündelrohre (bei den Cyatheaceen) zurückzuführen sind. Wenn es auch wahrscheinlich ist, daß gesteigerte Ansprüche an das Stoffleitungsvermögen das ursächliche Moment solcher Komplikationen bilden, so fehlt es doch noch an genaueren Untersuchungen zur eingehenden Begründung dieser Annahme.

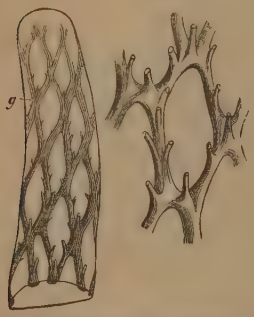


Fig. 150. Netzförmiges Bündelrohr eines Stammendes von Aspidium Filix mas; rechts eine Masche dieses Netzes vergrößert, mit den Ansätzen der Blattbündel. (Nach Sachs.) Sachs, Lehrbuch.)

3. Wir gehen nun zu einem dritten, sehr allgemein verbreiteten Typus des Gefäßbündelverlaufes über, den man kurz als den Dikotylentypus bezeichnen kann. Er gilt für die große Mehrzahl der Dikotylen, für die Coniferen, Gnetaceen und einzelne Monokotylen (Dioscoreen) und Gefäßkryptogamen (Equiseten und Osmundaceen). Dieser Typus charakterisiert sich durch drei Hauptmerkmale: 1) sind alle primären Bündel gemeinsame Stränge, die bogig in den Stamm eintreten und in diesem durch ein oder mehrere Internodien abwärts laufen; 2) ihre Entfernung von der Achse des Stammes bleibt dabei annähernd dieselbe; 3) legen sich die Blattspuren entweder ungeteilt oder nach vorausgegangener Spaltung an die tiefer austretenden Stränge seitlich an und verschmelzen mit ihnen, so daß eine einseitig-sympodiale oder eine netzförmige Verbindung der Blattspuren zustande kommt. — Infolge dieses Bündelverlaufes ordnen sich die einzelnen Stränge auf dem Stammquerschnitte zu einem Ring an, der vom Mark ausgefüllt und von der Außenrinde umschlossen wird. Mark und Rinde werden von den radial verlaufenden, die einzelnen Gefäßbündel voneinander trennenden primären Markstrahlen in Verbindung gesetzt. Doch ist es nicht überflüssig zu betonen, daß von »Markstrahlen« im anatomisch-physiologischen Sinne nur dann gesprochen werden kann, wenn deren Gewebe wirklich eine histologische Kontinuität zwischen Mark und Rinde herstellt; sobald aber die Gefäßbündel in einen ununterbrochenen Bastring eingebettet sind, dürfen die zwischen den Bündeln gelegenen Baststreifen natürlich nicht als »Markstrahlen« bezeichnet werden; denn das mechanische Gewebe trennt die Rinde vom Mark genau so scharf, wie die Gefäßbündel selbst.

Es möge nun die Besprechung einiger Beispiele folgen.

Die nachstehende Fig. 151*A* ist eine schematische Darstellung des Gefäßbündelverlaufes in einem jungen Zweige von Juniperus nana. Zum Verständnis

dieser Abbildung ist vorerst die Bemerkung nötig, daß man es bei der bildlichen Darstellung des Gefäßbündelverlaufes gewöhnlich vorzieht, anstatt schwer konstruierbarer und schwer verständlicher perspektivischer Zeichnungen den hohlen Bündelzylinder der Länge nach aufgeschlitzt und in die Vertikalebene ausgebreitet darzustellen. — Die Blätter von Juniperus nana bilden dreigliederige, miteinander abwechselnde (alternierende) Quirle, deren einzelne Glieder etwas spiralig verschoben sind. Aus jedem Blatte biegt ein Gefäßbündel in den Zweig ein und steigt als »einsträngige Blattspur« etwa bis zur Mitte des zunächst unteren Internodiums herab. Hier teilt es sich in zwei Schenkel, von denen sich je einer rechts und links an die benachbarten Blattspuren desselben Internodiums anlegt. Auf dem Querschnitte des Zweiges erscheinen demnach je nach der Höhe des Schnittes entweder 6 oder 9 Gefäßbündel. Ersteres ist der Fall, wenn der Schnitt die noch ungeteilten, letzteres, wenn er die bereits gegabelten Blattspuren getroffen hat. In jede Achselknospe treten zwei kleine Bündel ein, von denen sich je eines rechts und links an einen Gabelast der im zweitoberen Internodium austretenden Blattspuren anlegt.

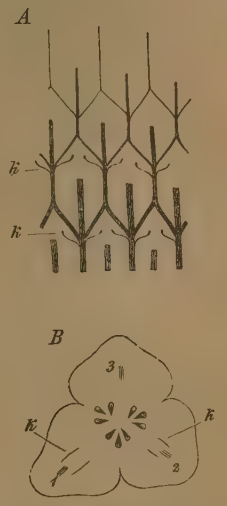


Fig. 151. *A* Schema des Bündelverlaufes in dem Zweige von Juniperus nana; *k* die in die Axillarknospen eintretenden Bündel. *B* Querschnitt eines jungen Sprosses; *1, 2, 3* die in einen Blattwirtel eintretenden Bündel. (Nach Geyler.) (de Bary, Vergl. Anat.)

Wenn wir nun die Frage aufwerfen, ob diese so überaus regelmäßige, netzartige Anordnung der Blattspuren zugleich auch zweckmäßig ist, so muß die Antwort hierauf entschieden bejahend lauten. Verfolgen wir eines der oberen Gefäßbündel des Schemas, welches das entsprechende Blatt mit Wasser und Nährsalzen versorgt und einen Teil der vom Blatte produzierten Assimilate aus diesem ableitet, in seinem Verlaufe nach abwärts, so sehen wir, daß im drittunteren Internodium von den sechs Blattspuren jedes zweite Bündel, also zusammen drei, mit dem Strange, von welchem wir ausgingen, in indirekter Verbindung steht. Dasselbe gilt natürlich auch für jeden anderen Blattspurstrang. Die Folge davon ist, daß die Versorgung jedes einzelnen Blattes mit Wasser und Nährstoffen in gleichmäßig gesicherter Weise vor sich geht, daß sich die Folgen von Ungleichheiten in der Ausbildung der Gefäßbündel gleichmäßig auf eine größere Anzahl von Blättern verteilen und so weniger störend wirken; daß ferner die von den Blättern produzierten Assimilate, sofern sie in den Gefäßbündeln auswandern, im Zweig alsbald eine gleichmäßige Verteilung erfahren, wodurch wieder etwaige Ungleichheiten der Blattfunktion paralysiert werden. Nicht unwichtig ist es endlich, daß die Ansatzweise der in eine Achselknospe eintretenden Bündel die Knospe in ihrer Ernährung von dem betreffenden Tragblatte wenigstens teilweise unabhängig macht, indem ihr auch von den Blättern der nächstoberen Quirle Baustoffe zugeführt werden. —

Es möge jetzt noch ein zweites Beispiel geschildert werden. Fig. 152 ist

das Schema des Strangverlaufes im Stengel von Stachys angustifolia (nach Nägeli). Die Blätter sind in dekussierter Stellung inseriert, d. h. sie bilden zweigliederige Quirle, deren Medianebenen abwechselnd senkrecht aufeinander stehen. Den Blattstiel durchzieht nur ein Strang, der sich im Stengel sofort spaltet; die beiden Blattspurstränge weichen alsbald auseinander und laufen durch zwei Internodien bis zum zweitunteren Knoten hinab, wo sie dann mit den Strängen der nächstunteren Blattspur verschmelzen. Der Querschnitt durch das Sproßende zeigt demnach vier in den Kanten des Stengels paarweise verlaufende Gefäßbündel. Verfolgen wir ein stärkeres Bündel nach aufwärts, so finden wir, daß die von ihm abzweigenden Stränge in zwei Blattreihen einbiegen, und stellen wir uns die Leitung an irgendeinem Punkt unterbrochen oder gehindert vor, so leuchtet sofort ein, daß die nachteiligen Folgen hiervon nicht bloß ein Blatt oder eine Blattreihe zu tragen hat, sondern daß sich dieselben auf die Blätter von zwei Reihen gleichmäßig verteilen.

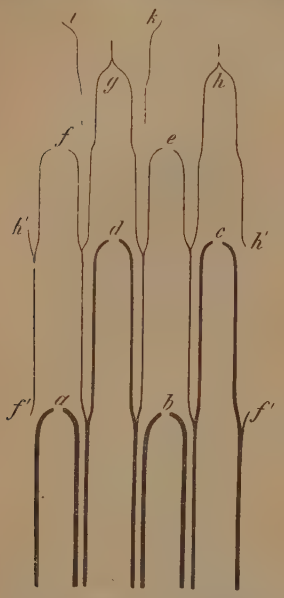


Fig. 152. Schema des Strangverlaufes im Sproßende von Stachys angustifolia. *ab*, *dc*, *fe*, *gh*, *ik* die Blattspuren der sukzessiven Blattpaare; zu oberst ist nur je ein Spurstrang sichtbar. (Nach Nägeli.) (de Bary, Vergl. Anat.)

Den soeben geschilderten einfachen Beispielen ließen sich zahlreiche kompliziertere Fälle anreihen, wie sie namentlich von Nägeli u. a. klargelegt wurden. Die unbeschadet der Regelmäßigkeit des Bündelverlaufes sehr weitgehenden Komplikationen beruhen hauptsächlich auf dem Vorhandensein mehrsträngiger Blattspuren, die sich in der verschiedensten Weise verschränken können. Alle diese Einzelfälle beherrscht aber zweifellos als oberstes Anordnungsprinzip die möglichst gleichmäßige und gesicherte Versorgung aller Pflanzenteile mit jenen Nähr- und Baustoffen, welche die betreffenden Organe für ihr Wachstum und ihre Funktion benötigen. Es wird so, um es zu wiederholen, jene häufige Ungleichheit der äußeren Ernährungsbedingungen unwirksam gemacht, die an sich einen ungleichmäßigen Aufbau, eine gestörte Architektonik der Pflanzenform bedingen könnte. Um diesen Satz noch einleuchtender zu machen, wollen wir uns vorstellen, daß in einem mit zahlreichen Laubblättern und Achselknospen versehenen Stengel aus jedem Blatte nur ein Gefäßbündel einbiege und in jenem senkrecht abwärts laufe, ohne mit den benachbarten Blattspuren in irgendeine Verbindung zu treten. Ein derartiger Bündelverlauf würde gewissermaßen den vollen Gegensatz zum ersten Typus (mit axilem Strange) vorstellen. Wird nun ein solcher Stengel an irgendeiner Seite beschädigt und die Leitung des Wassers und der Nährsalze unterbrochen, so müssen alle auf dieser Seite gelegenen Blätter und Achselsprosse austrocknen und zugrunde gehen; die ganze Pflanze würde durch eine solche Beschädigung schwer leiden. Bei dem tatsächlich gegebenen Bündelverlauf aber reagiert der

pflanzliche Organismus gegenüber allen äußeren Einflüssen, welche die Stoffleitung modifizieren, in viel höherem Grad als einheitliches Individuum, und ist dadurch auch leichter imstande alle Ungleichheiten und selbst Störungen der Stoffleitung ohne wesentlichen Schaden zu überdauern.

Neben dem normalen Dikotylentypus treten zahlreiche Abweichungen von diesem auf, die auf verschiedene Weise zustande kommen. Sehr häufig sind z. B. markständige Gefäßbündel, die entweder tief in den Stamm eindringende Blattspuren oder stammeigene Bündel sein können. Ersteres ist bei den meisten Cucurbitaceen, den Piperaceen, bei Papaver-, Thalictrum- und Actaeaarten u. a. der Fall; letzteres bei verschiedenen Begonien, Orobanchen, Melastomaceen, einigen Umbelliferen, Aralien u. a. Verhältnismäßig seltener ist das Vorkommen von rindenständigen Bündeln außerhalb des typischen Bündelkreises. Sie sind entweder bloß Ausbiegungen oder Auszweigungen von Blattspursträngen, so bei Lathyrus Aphaca und Pseudaphaca, den Casuarinen, manchen Begonien, Salicornia und bei Cacteen oder selbständige Blattspurstränge, die ein eigenes Rindenbündelsystem bilden, wie bei den Calycantheen und vielen Melastomaceen. Die rindenständigen Bündel verschiedener Centaureaarten dagegen sind nach Heinricher wahrscheinlich stammeigene Stränge. Alle diese »Anomalien« des Bündelverlaufes bilden für die anatomisch-physiologische Forschung ein dankbares Feld, wie schon aus den wenigen bisher vorliegenden Untersuchungen dieser Art deutlich hervorgeht.

So wurde das markständige Bündelsystem der Begoniaceen von Westermaier einer eingehenden physiologischen Betrachtung unterzogen. Die Markbündel sind hier zum größten Teil stammeigene Stränge, die sekundär entstehen. Sie biegen in den Knoten nach auswärts und legen sich an beliebige Blattspuren von höher gelegenen Blättern an. Auf die physiologische Ursache ihres Auftretens wirft die von Westermaier konstatierte Tatsache Licht, daß die in Rede stehenden Markbündel zunächst nur denjenigen Begoniaceen zukommen, welche mit Knollen oder Rhizomen überwintern (B. boliviensis, tuberculata, hybrida, ignea, robusta, Rex, hydrocotylifolia u. a.) und deren Stammteile natürlich größere Stoffmengen zu leiten haben, als diejenigen Begoniaarten, welche den Winter mit oberirdischen, verholzten Stämmen überdauern. Diesem infolge des »Einziehens« der Reservestoffe gesteigerten Leitungsbedürfnis entsprechen die markständigen Leitbündel.

Ein zweites, gleichfalls von Westermaier erörtertes Beispiel bezieht sich auf verschiedene Campanulaarten, die sich durch größeren Blütenreichtum vor anderen Arten auszeichnen und bei denen die einzelnen Blüten häufig gruppenweise beisammenstehen. Hierher gehören z. B. Campanula Trachelium und multiflora. Begreiflicherweise werden die unterhalb der knäuel- und köpfchenartigen Infloreszenzen befindlichen Stammpartien wegen der ungefähr gleichzeitigen Samenbildung reichlicher mit leitenden Elementen ausgestattet sein müssen, als die armblütigen oder mit mehr gleichmäßig verteilten und nacheinander reifenden Blüten besetzten Stammteile anderer Formen. Die Vermehrung der leitenden Stränge geschieht durch markständige Bündel, die bei Campanula Trachelium sehr nahe dem inneren Rande des normalen Holzringes liegen, bei Campanula multiflora zwei konzentrische Kreise bilden, von denen der äußere dem normalen Bündelringe sehr nahe liegt, während ein viel kleinerer das Innere des Markgewebes umschließt.

Auch das Vorkommen rindenständiger Gefäßbündel läßt in verschiedenen Fällen eine physiologische Deutung zu. Sobald sich nämlich das Parenchym der Rinde durch einen größeren Chlorophyllgehalt auszeichnet und mehr oder weniger den Charakter eines typischen Assimilationsgewebes annimmt, stellt sich gleichzeitig in oft sehr entschiedener Weise die Neigung zur Ausbildung rindenständiger Gefäßbündel ein, die das Assimilationsgewebe mit Wasser und Nährsalzen zu versorgen haben und die von ihm produzierten Baustoffe wenigstens teilweise ableiten. In diesem Sinne hat bereits de Bary auf das rindenständige Bündelnetz in den laubartigen Kanten der sog. geflügelten Stengel, z. B. bei Lathyrusarten, aufmerksam gemacht und auf die Ähnlichkeit des in der Rinde verschiedener sukkulenter Pflanzen (Salicornia, Mesembryanthemumarten, Cacteen) auftretenden Bündelnetzes mit dem der Laubausbreitungen hingewiesen. Von Heinricher wurde ferner gezeigt, daß die mit einem Assimilationsgewebe versehenen Stengel der Centaureen auch ein rindenständiges Leitbündelsystem besitzen.

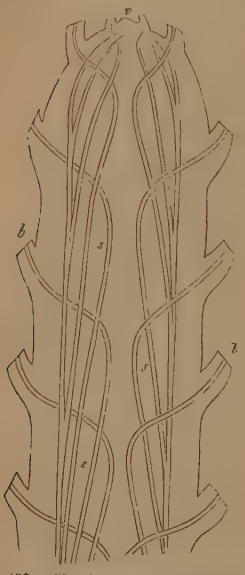


Fig. 153. Vereinfachtes Schema des Strangverlaufes beim Palmentypus. *b b* die Blattbasen. *v* Vegetationspunkt. (Nach Falkenberg.) (Sachs, Vorlesungen.)

4. Der für die Mehrzahl der Monokotylen charakteristische Typus des Gefäßbündelverlaufes wird seit Mohl als Palmentypus bezeichnet (Fig. 153). Er kennzeichnet sich durch folgende Merkmale: 1) Sämtliche Bündel sind Blattspurstränge, die aus den stengelumfassenden Blattbasen meist in großer Anzahl (bis zu mehreren Hunderten) in den Stamm eintreten. 2) Die Blattspurstränge dringen ungleich tief in den Stamm ein; der Medianstrang einer Bündelreihe am tiefsten, die seitlichen Stränge weniger tief. 3) Alle gegen die Stammachse vordringenden Bündel wenden sich bogig nach außen und nähern sich, radial-schief abwärts laufend, der Peripherie des Stammes; bloß die seitlichen Bündel steigen annähernd senkrecht hinab. Jeder radial-schiefe Strang verläuft auch in spiralig tangential-schiefer Krümmung, die um so auffälliger wird, je kürzer die Internodien des betreffenden Stammes sind. 4) Sämtliche Bündel steigen getrenntläufig durch viele Internodien abwärts, bis sie sich schließlich in der Peripherie des Stammes an tiefer unten austretende Blattspuren anlegen. Infolge dieses Bündelverlaufes sind die einzelnen Stränge auf dem Stammquerschnitte »regellos« angeordnet, und zwar um so dichter gedrängt, je näher der Peripherie sie gelegen sind.

Bei der physiologischen Deutung des Palmentypus kommt vor allem in Betracht, daß hier schon durch die große Zahl der Blattspurstränge jedes Blattes, die ringsum in den Stamm eintreten, eine gleichmäßige Versorgung der Assimilationsorgane mit Wasser und Nährstoffen und eine ebensolche Verteilung der Assimilationsprodukte erzielt wird. Die Anlegung der unteren Bündelenden

an tiefer austretende Stränge ist hier demnach weniger bedeutungsvoll und auffällig, als beim Dikotylentypus: sie hat ausschließlich die Kontinuität des ganzen Bündelsystems herzustellen. — Was den radial-schiefen Verlauf der Blattspurstränge betrifft, so erklärt sich dieser wohl in erster Linie aus dem mechanischen Prinzip. Die Gefäßbündel sind meist mit Bastbelegen und Bastscheiden versehen, die zur Herstellung der Biegungsfestigkeit eine ausgesprochen zentrifugale Tendenz zeigen und dabei die leitenden Stränge mit nach außen ziehen. Auch der tangential-schiefe Verlauf der Stränge scheint eine Erhöhung der Festigkeit zu bezwecken (vgl. den XIV. Abschnitt).

Von den zahlreichen Modifikationen des Palmentypus können hier nur einige hervorgehoben werden.

Bei den Gräsern verwischt die sehr beträchtliche Streckung der hohl werdenden Internodien den typischen Bündelverlauf. Das Internodium wird scheinbar von parallelen, senkrecht absteigenden Bündeln durchzogen, die in dem Knoten durch ein reich verzweigtes Netz von Queranastomosen miteinander verbunden werden. Das Auftreten dieses scheibenförmigen Bündelnetzes steht einesteils mit der Bildung von Axillarsprossen im Zusammenhang, andererseits aber hat es zweifellos die ausgiebige Zuleitung von plastischem Bildungsmaterial zu der darüber befindlichen interkalaren Meristemzone zu vermitteln. Außerdem kommt diesen Anastomosen noch eine mechanische Bedeutung als Querverspannungen zwischen den Bestandteilen des Skelettes zu.

In den Halmen sehr vieler Cyperaceen und Juncagineen sind die longitudinal verlaufenden Gefäßbündel gleichfalls durch zahlreiche Querästchen verbunden; sie treten in den parenchymatischen Diaphragmen auf, von denen die großen Luftgänge der Halme gefächert werden. Die mechanische Funktion dieser »Mestomanastomosen«, welche die Träger des Halmes verkoppeln, ist schon im IV. Abschnitt erwähnt worden. Aus dem anatomischen Bau der Querästchen geht aber hervor, daß sie außerdem noch zur Wasserleitung bestimmt sind. Sie bestehen nämlich aus mehr oder weniger langgestreckten, zum Teil etwas dickwandigen Zellen und aus engen, ring- oder netzartig verdickten, selten getüpfelten Tracheiden. Daß gerade in den Halmen der Cyperaceen und Juncagineen die longitudinalen Wasserbahnen durch zahllose kleine Querkanäle miteinander verbunden sind, steht wahrscheinlich mit der Assimilationstätigkeit dieser Organe in Zusammenhang. Das zwischen den peripheren Trägern befindliche Parenchym ist chlorophyllreich, oft als Palisadengewebe ausgebildet; bei den meisten Cyperusarten sind speziell die Gefäßbündel mit den schon früher erwähnten Chlorophyllscheiden umgeben. Dementsprechend ist auch die Transpiration dieser Halme eine verhältnismäßig große, und so erscheint es begreiflich, daß Einrichtungen vorhanden sind, die bei einseitiger Insolation auch die Gefäßbündel der Schattenseite dem lebhaft transpirierenden und assimilierenden Chlorophyllgewebe der beleuchteten Halmhälfte dienstbar machen. Um die Wirksamkeit dieser Queranastomosen bezüglich ihres Wasserleitungsvermögens zu erproben, machte ich an Halmen von Scirpus lacustris tiefe Einschnitte, die ungefähr ein Drittel des Stammumfanges umfaßten. Nichtsdestoweniger blieben die über den Einschnitten befindlichen Gewebestreifen frisch und turgeszent; die Halme unterschieden sich noch nach mehreren Wochen in nichts von ihren unbeschädigten Nachbarn.

Bei verschiedenen Monokotylen weicht der Bündelverlauf vom Palmentypus so sehr ab, daß die Aufstellung besonderer Typen gerechtfertigt erscheint. Sie zeigen manche Annäherung an den Dikotylentypus.

B. Der Bündelverlauf in den Wurzeln.

Alle typisch gebauten Bodenwurzeln der Gefäßkryptogamen wie der Phanerogamen besitzen nur ein axiles Gefäßbündel, an das sich die Bündel der Nebenwurzeln ungeteilt ansetzen. Dieser einfache Strangverlauf entspricht zunächst dem größeren oder geringeren Feuchtigkeitsgehalte des Bodens, infolgedessen auch die Rinde jener Wurzelteile, welche ihr Absorptionsgewebe bereits verloren haben, kaum in die Gefahr kommt, auszutrocknen. Periphere Bündel sind hier demnach überflüssig. Der axile Wurzelstrang ist ferner auch ein Ausdruck der Beanspruchung des Organs auf Zugfestigkeit, indem er bei schwächeren Konstruktionen das mangelnde mechanische Gewebe hinreichend ersetzt. Man darf demnach den zentralen Mestomzylinder der Wurzeln in mancher Hinsicht als physiologisches Analogon des axilen Stranges der Stengel von Wasserpflanzen ansehen.

Auf jene Anomalien im Bündelverlauf der Wurzeln, die in dem Auftreten zahlreicher isolierter Gefäße und Leptombündel innerhalb des erweiterten Zentralzylinders bestehen, ist schon in einem früheren Kapitel hingewiesen worden. Untersuchungen über den eventuellen Zusammenhang dieser Bündel untereinander und mit den typischen Hadrom- und Leptomplatten sind von Reinhardt angestellt worden. Ganz isoliert vom Stamm bis zur Wurzelspitze verlaufende Hadromstränge finden sich in den Wurzeln verschiedener Palmen (Caryota purpurascens, Phoenix dactylifera, Cocos- und Chamaedorea-arten u. a.). Ganz isolierte Leptombündel sind bei Chamaedorea, in einzelnen Wurzeln von Musa rosacea und wahrscheinlich auch von Monstera und Raphidophora vorhanden. Mehr oder minder häufige Anastomosen zwischen den Hadrombündeln treten bei den Cyclanthaceen auf, ferner bei Chamaerops humilis und Areca rubra. Die isolierten Leptomstränge bilden nur selten Anastomosen; häufiger verschmelzen die äußeren mit den peripheren Leptomstrahlen oder je zwei innere zu einem. Im ganzen geht daraus hervor, daß die im Zentralzylinder neu auftretenden Leitbündel hauptsächlich oder ausschließlich dem Stoffverkehr auf weitere Entfernungen hin, durch die ganze Länge der Wurzel, dienen.

In den zu knollenförmigen Reservestoffbehältern ausgebildeten Nebenwurzeln von Dioscorea batatas und Sedum Telephium wird der axile Strang durch zahlreiche getrennte Gefäßbündel von kollateralem Bau vertreten, bzw. in solche aufgelöst; daß damit eine leichtere Füllung und Entleerung des Speichergewebes verbunden ist, dürfte kaum bezweifelt werden. Die Wurzelknollen der Ophrydeen besitzen auffallenderweise zahlreiche radiale Bündel, von denen jedes mit einer typischen Endodermis umgeben ist. Nach der Auffassung van Tieghems entsprechen diese Bündel ebensovielen Zentralzylindern, wobei er annimmt, daß die Knolle phylogenetisch aus der Verschmelzung entsprechend zahlreicher Nebenwurzeln hervorgegangen ist.

C. Der Bündelverlauf in den Blättern.

Da die Anordnung der Gefäßbündel in den Blattstielen nichts Besonderes darbietet, so können wir sofort die flächenförmigen Spreiten der Blätter und im Anschluß daran die laubähnlichen Ausbreitungen mancher Stengelorgane ins Auge fassen.

Die sogenannte »Nervatur« der Blätter ist bekanntlich eine überaus mannigfaltige, und ihre Verwertung zu systematischen und namentlich paläontologischen Zwecken hat eine besondere Terminologie der Blattnervation geschaffen. Vom physiologischen Gesichtspunkt aus ist aber die Nervatur des Blattes erst in neuerer Zeit berücksichtigt worden.

Fig. 154. Nervatur des Blattes von Salix grandifolia nach v. Ettinghausen (aus Sachs, Vorlesungen).

Fig. 155. Nervatur des Blattes von Convallaria latifolia

Bezüglich der Gefäßbündelanordnung in den Laubausbreitungen lassen sich zwei Haupttypen unterscheiden; der erste Typus weist bloß getrenntläufige, frei endende Bündel ohne Anastomosen auf; er ist der einfachere, unvollkommenere Typus, welcher der Regel nach in solchen Blättern zur Ausbildung kommt, deren Ansprüche auf Wasser- und Nährstoffzufuhr wegen ihrer Kleinheit oder ihrer verhältnismäßig geringen Transpiration und verlangsamten Assimilationstätigkeit (sofern es Laubblätter sind) niemals bedeutend werden. Hierher gehören zunächst die Laubmoosblättchen, die kleinen schuppenförmigen Blätter der Equiseten, Casuarinen und Ephedraarten, die Laubblätter vieler Farne und sämtlicher Coniferen, die kleinen Nieder- und Blütenblätter vieler

Angiospermen, endlich die untergetauchten Blattorgane mancher Wasserpflanzen (Batrachium, Myriophyllum, Hydrilleen). In all diesen Fällen wird das Blatt entweder bloß von einem einzigen medianen Bündel durchzogen, oder von einem System verzweigter Bündel, welche der Querverbindungen vollständig entbehren.

Der zweite Haupttypus kennzeichnet sich durch das Vorhandensein zahlreicher Anastomosen zwischen den Bündelzweigen. Bei den meisten Monokotylen laufen die Stränge geradlinig oder in flachen Bögen zur Spitze des Blattes (Fig. 155); die Anastomosen sind dünne Querästchen. Bei fast allen Dikotylen dagegen bilden die wiederholt nach verschiedenen Richtungen der Blattfläche verzweigten Bündel samt ihren Anastomosen ein dichtes Netzwerk, in dessen Maschen die letzten Bündelchen blind enden (Fig. 154). Nach den Beobachtungen Schusters erfolgt die räumliche Anordnung der feineren Auszweigungen dieses Bündelnetzes nach dem Prinzip der Bildung von Flächen kleinsten Umfanges. So wird die Blattfläche bei möglichst geringer Bündellänge möglichst gleichmäßig und auf kürzestem Wege mit Wasser und Nährsalzen versorgt; der gleiche Vorteil ergibt sich natürlich auch in bezug auf die Ableitung der Assimilationsprodukte.

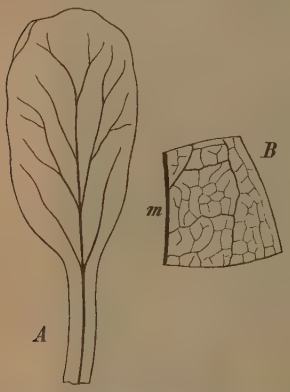


Fig. 156. *A* Gefäßbündelverlauf in einem Blumenblatte, *B* desgleichen in einem Laubblattfragment von Barbarea vulgaris, *m* Mittelnerv des Blattes. Beide Figuren bei gleicher Vergrößerung (V. 10).

Das Gefäßbündelnetz der Laubausbreitungen ist im allgemeinen um so reicher ausgebildet, und seine Maschen sind um so enger, je stärker die Transpiration des betreffenden Blattes ist. Vergleicht man z. B. das Bündelsystem eines Blütenblattes mit dem eines Laubblattes derselben Pflanze (Fig. 156), so erschließt man sofort die ungleich große Transpiration dieser Organe. Ein ähnlicher Unterschied in der Ausbildung des Gefäßbündelnetzes macht sich bemerklich, wenn man die Laubblätter von Pflanzen auf feuchten und trockenen Standorten in Vergleich zieht. Nähere Angaben hierüber hat Zalenski mitgeteilt. Er ermittelte bei zahlreichen Pflanzen verschiedener Standorte die Länge der Gefäßbündel für 1 qcm Blattfläche. Nachstehende Tabelle enthält einige Beispiele:

Name der Pflanze	Standort	Länge der Gefäßbündel für 1 qcm Blattfläche in Millimetern
Chrysosplenium alternifolium	Flußufer	170
Majanthemum bifolium	Schattiger Laubwald	177
Actaea spicata	Schattiger Laubwald	188
Asplenium Filix femina	Schattiger Laubwald	213
Geranium palustre	Waldwiese	454
Trifolium repens	Helle Waldwiese	791
Psoralea bituminosa	Kalkfelsen	1130
Reseda lutea	Trockener sandiger Abhang	1160
Astragalus austriacus	Steppe	1191
Scutellaria alpina	Kalkfelsen	1450

Nach Schuster macht sich ein analoger Unterschied in der Bündellänge auch zwischen den stärker transpirierenden Sonnenblättern und den schwächer transpirierenden Schattenblättern ein und derselben Pflanzenart geltend.

Die zahlreichen Anastomosen des Bündelnetzes sind physiologisch von größter Wichtigkeit. Abgesehen von ihrer mechanischen Bedeutung, welche bereits im IV. Abschnitte besprochen wurde, sind sie namentlich für die gleichmäßige Wasserversorgung des Assimilationssystems, sobald dieses größere Flächen bildet, unentbehrlich. Um diese letztere Funktion der Bündelanastomosen zu erproben, durchschnitt ich im Monat Mai von den fünf radienartig ausstrahlenden Hauptrippen verschiedener Laubblätter des Bergahorns (Acer Pseudoplatanus) je 1—2 Rippen nahe ihrer Ursprungsstelle am Blattstiel; wurden zwei Rippen durchschnitten, so waren dieselben einander nicht benachbart. Ohne die zahlreichen Bündelanastomosen hätten nun die den durchschnittenen Rippen benachbarten Partien der Blattspreiten infolge gehemmter Wasserzufuhr in Bälde vertrocknen müssen. Tatsächlich trat aber nicht die geringste Schädigung der so stark verletzten Blätter ein, mochten sie sich im Schatten anderer Blätter befinden oder täglich durch Stunden von der Sonne beschienen werden. Sie funktionierten allem Anscheine nach normal weiter und vergilbten im Spätherbst nicht früher, als die unbeschädigten Blätter desselben Baumes. Auch der Laubfall erfolgte ungefähr gleichzeitig. Wenn wir bedenken, wie oft in der Natur durch Hagelschlag oder Insektenfraß einzelne Leitungsbahnen der Laubblätter außer Funktion gesetzt werden, so begreift man, wie überaus wichtig die Bündelanastomosen nicht nur für das Leben des einzelnen Blattes, sondern auch für den Haushalt der ganzen Pflanze werden können. In neuerer Zeit ist allerdings von Vöchting und Simon gezeigt worden, daß in Stengeln und Wurzeln nach dem Durchschneiden von Gefäßbündeln durch Bildung tracheidaler Verbindungsstränge die Kontinuität der Wasserbahnen wieder hergestellt werden kann, und Freundlich hat eine derartige Reparierung der durchschnittenen Bündel auch in verschiedenen dikotylen Laubblättern beobachtet, während sie in den Blättern der Pteridophyten und Monokotylen unterbleibt[26]). Die vorhin erwähnte Bedeutung der Anastomosen des Bündelnetzes wird dadurch aber nicht herabgesetzt. Denn die Neubildung tracheidaler Verbindungsstränge erfordert so viel Zeit, daß inzwischen die von der direkten Wasserzufuhr abgeschnittenen Blattpartien in die Gefahr kämen zu vertrocknen, wenn nicht die Anastomosen fungieren würden. Auch sind ja die in der Natur auftretenden Verletzungen der Blattspreiten oft so groß, daß ihre Überbrückung durch neugebildete Tracheidenbündel ganz ausgeschlossen ist.

In den flächenförmig ausgebreiteten, assimilierenden Stengelorganen, z. B. den Cladodien der Ruscusarten, zeigt die Verteilung der Gefäßbündel dieselben Eigentümlichkeiten, wie in den ausgebreiteten Laubblättern, was physiologisch ohne weiteres verständlich ist.

V. Das Leitungssystem der Thallophyten[27]).

In den Thallussprossen verschiedener Rhodophyceen und Phäophyceen treten zentral gelagerte Reihen gestreckter Zellen auf, deren Querwände siebartig perforiert sind. Man hat es in diesen Zellenzügen offenbar mit dem

Leitungssystem, beziehungsweise dem auffallendsten Bestandteile desselben zu tun, welcher in Form von Siebröhren ausgebildet ist.

Bei den Rhodophyceen sind diese Siebröhren zuerst von J. Klein, später auch von Ambronn und Wille beobachtet worden (Lophura tenuis, Rytiphloea pinastroides, Helicothamnion scorpioides, Cystoclonium purpurascens u. a.). Gewöhnlich wird die Querwand zwischen zwei Röhrengliedern von einem einzigen großen, fast bis an den Rand reichenden Tüpfel eingenommen, dessen zarte Schließhaut, die Siebplatte, sehr fein perforiert ist. Als Inhalt der Röhren tritt reichlich Plasma (Eiweißschleim?) auf. Bei den Phäophyceen hat zuerst H. Will das Vorkommen sehr auffallender Siebröhren in älteren Stammteilen von Macrocystis luxurians nachgewiesen (Fig. 157*A*). Sie sind an der Peripherie des zentralen Hyphenstranges in Radien geordnet. Die horizontalen oder nur wenig geneigten Querwände haben sich in ihrer ganzen Ausdehnung zu weitporigen Siebplatten umgewandelt, an denen nach Rosenthal in alten

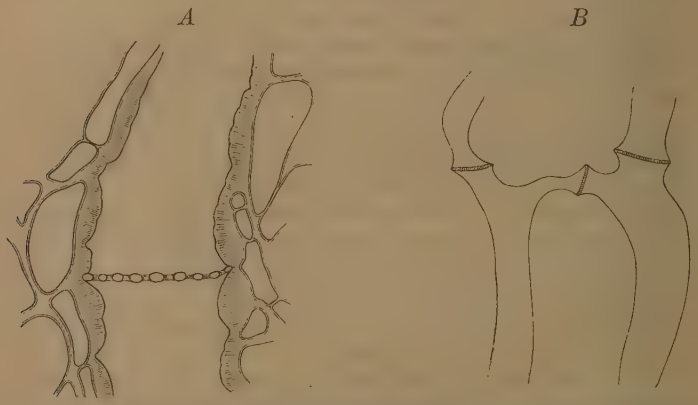


Fig. 157. *A* Siebröhre eines alten Stammes von Macrocystis luxurians. *B* Siebröhren im Stamme von Fucus serratus. (Nach Wille.)

Siebröhren auch Callusbelege auftreten; die Längswände sind ziemlich dick, der Inhalt der weitlumigen Röhrenglieder besteht aus einem protoplasmatischen Wandbeleg, welcher zuweilen eine schleimige, vakuolenreiche Substanz enthält. Ungefähr gleichzeitig hat N. Wille die Siebröhren verschiedener Laminarien und Fucusarten untersucht. Bei Laminaria sind die Enden der relativ englumigen Röhrenglieder ähnlich wie bei den Siebröhren vieler Angiospermen angeschwollen. Die Querwände sind ihrer ganzen Ausdehnung nach fein perforiert, als Inhalt tritt reichlich Plasma (Eiweißschleim?) auf. Die längsverlaufenden Röhren stehen seitlich durch zahlreiche Queranastomosen in Verbindung (Fig. 157*B*). Das Siebröhrensystem des Stammes setzt sich auch in die Gewebelamelle zwischen den beiden assimilierenden Schichten der »Blätter« fort. Ähnliche Verhältnisse herrschen nach den Beobachtungen Willes, die durch Hansteen ergänzt wurden, auch bei den Fucoideen.

Ob die geschilderten Siebröhren der Rhodophyceen und Phäophyceen außer Eiweißsubstanzen auch noch andere Assimilationsprodukte leiten, und ob neben

den Siebröhren auch noch andere stoffleitende Elemente vorhanden sind, bleibt noch näher zu untersuchen.

In den komplizierter gebauten Mycelsträngen verschiedener Pilze (Phalloideen, Lycoperdaceen, einiger Agaricineen) mögen die longitudinal verlaufenden Hyphen des »Markes«, sofern sie nicht mechanischen Zwecken dienen, als Leitungshyphen fungieren. In den fleischigen Fruchtkörpern verschiedener Hymenomyceten, besonders Agaricineen (Agaricus praecox, olearius u. a.), kommen zuweilen lange, mit dichtem, oft glänzendem Inhalt erfüllte Röhren vor, die eine genauere Untersuchung vielleicht als Leitungshyphen erweisen würde. Die Fruchtkörper der Lactariusarten sind von Milchröhren durchzogen, die aus weitlumigen Hyphen mit weichen, dehnsamen Membranen bestehen. Sie sind mit einem feinkörnigen Milchsaft erfüllt, der aus verletzten Stellen in dicken Tropfen hervorquillt und bei Erhitzung sowie durch Einwirkung von Alkohol gerinnt. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß diesen Milchröhren die gleiche Funktion zukommt, wie den Milchröhren der Phanerogamen, daß sie mithin der Leitung plastischer Baustoffe dienen. In entwickelungsgeschichtlicher Hinsicht sind die Milchröhren von Lactarius deliciosus, und wahrscheinlich auch bei anderen Lactariusarten, nach Ad. Weiss gegliederte Milchsaftgefäße, d. h. aus Zellreihen durch Resorption der Querwände entstandene Zellfusionen. Außerdem kommen in den Fruchtkörpern der Lactarien auch noch andere englumige Hyphen mit zarten Wänden und wasserhellem Inhalt vor, welche von parenchymatischen, relativ großen Zellen umgeben werden, die auf dem Querschnitt eine rosettenförmige Anordnung zeigen. Ob man es in diesen Hyphen gleichfalls mit plastische Baustoffe leitenden Röhren oder vielleicht mit Wasserbahnen zu tun hat, ist ungewiß.

VI. Die Entwickelungsgeschichte des Leitungssystems.

Die Gefäßbündel gehen in den meisten Fällen aus primären Procambiumbündeln hervor. In einzelnen Fällen können aber kleinere Gefäßbündel auch aus dem Grundmeristem durch Vermittelung sekundärer Procambiumstränge entstehen. Auf diese Weise entwickeln sich z. B. die kleinen Anastomosen in den Diaphragmen des Schaftes von Papyrus antiquorum. — Das primäre Leitparenchym ist, mit Ausnahme der parenchymatischen Elemente des Leptoms und Hadroms, grundmeristematischen Ursprungs. Hierher gehörig sind also die Parenchymscheiden und das Nervenparenchym der Blätter, das Rindenparenchym, die primären Markstrahlen und das Markgewebe der Stengel.

Was die Schutzscheiden oder Endodermen betrifft, so ist ihre entwickelungsgeschichtliche Herkunft gleich ihrer phylogenetischen Bedeutung eine sehr variable[28]). Bei den Juncaceen und Cyperaceen konstatierte ich die Entstehung der Scheiden aus Procambiumzellen; höchstwahrscheinlich gilt diese Entstehungsweise auch für die Schutzscheiden der Gräser, sofern sie nicht partiell umgewandelte Parenchymscheiden sind. Bei den Farnen sind die Endodermen grundmeristematischen Ursprungs. Wie Russow fand, teilen sich die an das Procambiumbündel angrenzenden Meristemzellen ein- oder auch mehrmal in tangentialer Richtung, so daß radiale Zellreihen zustande kommen. Die äußerste, oder auch eine mittlere Zellage wird zur Schutzscheide, während die

inneren Lagen die schon oben erwähnte Parenchymscheide (Strasburgers »inneres Phloeoterma«) bilden. Bei den kleineren Bündeln der Farnblätter ist die entwickelungsgeschichtliche Zusammengehörigkeit der Schutzscheide und der nach innen angrenzenden Parenchymscheide auch im ausgebildeten Zustande sehr deutlich zu erkennen. — In den Wurzeln endlich entsteht die Schutzscheide aus der an den Zentralstrang angrenzenden Grundmeristemschicht der Rinde.

Weil sich das Bildungsgewebe der Schutzscheide nicht immer ausschließlich in das letztgenannte Dauergewebe umwandelt, mithin auch nicht ohne weiteres als »junge Schutzscheide« zu charakterisieren ist, so habe ich das in Rede stehende Bildungsgewebe als »Coleogen« bezeichnet und unterscheide je nach seiner Beschaffenheit ein procambiales und ein grundmeristematisches Coleogen. Die Hauptfunktion des Coleogens ist allerdings, wie schon der Name andeutet, die Bildung einer Schutzscheide, so wie die Hauptfunktion des Phellogens in der Bildung von Korkgewebe besteht. Allein auch andere Gewebearten können teilweise wenigstens aus dem Coleogen hervorgehen. Dies ist z. B., wie wir schon vorhin hörten, bei den Farnbündeln der Fall; das grundmeristematische Coleogen, welches den Procambiumstrang umgibt, bildet außer der Schutzscheide auch Parenchymzellen. Im Blatte von Scirpus Holoschoenus geht das procambiale Coleogen auf der Leptom- und Hadromseite des jungen Gefäßbündels tangentiale Teilungen ein, und die nach außen abgeschiedenen Tochterzellen werden zu echten Bastfasern. Hier beteiligt sich also das Coleogen auch an der Bildung des mechanischen Systems.

Gehen wir nunmehr zur Ausbildung des einzelnen Leitbündels über, so haben wir zunächst den Querschnitt zu betrachten. In dieser Hinsicht lehrt die Entwickelungsgeschichte, daß die Ausbildung der einzelnen Elemente des Bündels nicht gleichzeitig vor sich geht; sie erfolgt nicht simultan, sondern sukzedan, indem im allgemeinen die Differenzierung der Dauerelemente am Rande des Bündels beginnt und allmählich gegen die Mitte fortschreitet. Die zuerst entstandenen Dauerelemente kann man mit de Bary als Erstlinge oder, an Russows Benennungsweise anknüpfend, als Protoleptom- bzw. Protohadromelemente bezeichnen. Bei der Entstehung eines kollateralen Gefäßbündels nehmen demnach die Erstlinge des Leptoms und des Hadroms die beiden Pole des Strangquerschnittes ein, von welchen die Ausbildung der genannten Bündelteile in zentripetaler Richtung (bezogen auf die Bündelachse) vorwärts schreitet. Bei den radial gebauten Wurzelsträngen liegen die Erstlingsgruppen des Leptoms und der Gefäßplatten miteinander abwechselnd im Kreis, und von ihnen aus erfolgt in zentripetaler Richtung die Ausbildung des ganzen Stranges. In den konzentrisch gebauten Farnbündeln entstehen die Erstlinge des Hadroms, wenn dieses mehr oder minder bandförmig ist, in der Regel an den beiden Kanten. Doch können bei gekrümmtem oder rundem Hadromteil auch noch andere Erstlingsgruppen auftreten, die meist regelmäßig über den Querschnitt zerstreut sind.

Was die Ausbildung der Leitbündel dem Längsverlaufe nach betrifft, so erfolgt diese bei den Wurzelsträngen und den stammeigenen Gefäßbündeln in acropetaler Richtung. Dasselbe gilt für die Blattspurstränge mancher Pflanzen (Tradescantia albiflora, Potamogetonarten nach de Bary, verschiedene Mono-

kotylen nach Falkenberg usw.). Bei einer sehr beträchtlichen Anzahl von Dikotylen und Coniferen schreitet aber nach Nägelis Untersuchungen die Ausbildung der Blattspurstränge in basipetaler Richtung fort, d. h. sie wachsen von der Austrittsstelle im Knoten nach abwärts. Gleichzeitig treten sie nach oben in das Blatt hinein.

Was schließlich die Entwickelungsgeschichte der einzelnen Elemente des Gefäßbündels betrifft, so kommen zunächst die Gefäße des Wasserleitungssystems in Betracht, die aus der Verschmelzung von Längsreihen bildenden Meristemzellen hervorgehen. Wie Strasburger bei Bryonia dioica und Impatiens glandulosa beobachtet hat, quellen die Querwände frühzeitig auf, ihre vollständige Resorption erfolgt aber erst, wenn die Verdickung der Längswände vollendet ist. Ein schmaler Rand der Querwand bleibt aber stets in Form einer ringförmigen Membranleiste erhalten. Die Protoplasten der einzelnen Gefäßglieder verschmelzen nicht miteinander (Fig. 158). In dem Maß, als die Verdickung der Längswände fortschreitet, wird der Plasmaschlauch substanzärmer, bis er zuletzt samt dem Zellkern ganz verschwindet. Nach Th. Lange[29]) findet nach Resorption der Querwände häufig eine Verschmelzung der Protoplasten statt (Tilia, Malva, Hippuris, Fraxinus, Plantago, Cucurbita, Helianthus); auch konnte er nachweisen, daß die Tracheen (und Tracheiden) mancher Pflanzen auffallend lange lebendes Plasma enthalten (Cuscuta, Blattgelenke von Malva, Fraxinus, Secale, Hordeum, Triticum, Pinus Laricio, Larix u. a.).

Fig. 158. Junges Gefäß aus der Keimwurzel von Zea Mais. Die plasmolysierten Protoplasten sind nicht miteinander verschmolzen.

Die Entwickelungsgeschichte der Hoftüpfel ist namentlich von Sanio, Russow und Strasburger genauer verfolgt worden. Das sorgfältigste Sudium haben namentlich die Hoftüpfel des Holzes verschiedener Coniferen, namentlich von Pinus silvestris, erfahren. Der Bildung der Hofwände geht die Entstehung eines ausgedehnten »Primordialtüpfels« voraus, in dessen Mitte zunächst der Torus als kreisrunde, verdickte Stelle gebildet wird. Gleichzeitig wölbt sich die Schließhaut des Primordialtüpfels einseitig vor und zeigt nach Russow auf Querschnitten eine zetaförmige Krümmung. Sehr bald wird nun dem Primordialtüpfel beiderseits die Hofwand aufgesetzt. Sie erscheint auf dem radialen Längsschnitt zunächst als ein scharf konturierter, schmaler Ring, der sich rasch verbreitert. Dieser die Hofwand bildende Ring wächst schräg gegen das Zellinnere zu, bis sich die Öffnung, der Tüpfelkanal, so weit verengt hat, daß ihre Ränder in der Horizontalprojektion den Torus erreichen. Damit ist dann die Bildung des Hoftüpfels im wesentlichen vollendet.

Über die Entstehung der Siebplatten der Siebröhren[30]) sind namentlich von Russow, A. Fischer, Strasburger, Lecomte und Hill genauere Untersuchungen angestellt worden. Die Siebplatte geht aus der Schließhaut eines großen, seichten Primordialtüpfels hervor, der sich bei horizontaler oder nur

wenig geneigter Stellung der Querwand beinahe bis an den Rand derselben ausdehnt. Die Schließhaut dieses Tüpfels verdickt sich gitterförmig. Die unverdickten Maschen dieses Gitterwerkes, die »Siebfelder«, werden, wie schon Russow gefunden hat, von Plasmaverbindungen durchzogen. Entweder sind es mehrere Plasmafäden, die jedes Siebfeld durchsetzen, wie bei Wistaria chinensis und Cucurbita Pepo oder nur einer, wie bei Vitis vinifera. Die Resorption der Schließhäute der Siebfelder, die nur bei den Angiospermen erfolgt, geht nach Hill von den sich in Schleimfäden umwandelnden Plasmaverbindungen aus; die feinen Porenkanäle erweitern sich und verschmelzen miteinander, wenn jedes Siebfeld ursprünglich mehrere Plasmaverbindungen aufwies. Schließlich werden die Siebfelder vollständig aufgelöst.

Anmerkungen.

1) Vgl. W. Pfeffer, Studien zur Energetik der Pflanze, Abhandlungen der math.-phys. Classe der k. sächs. Gesellsch. der Wissenschaften, Bd. XVIII, 1892; Derselbe, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. I, S. 583 ff.; Fr. Czapek, Über die Leitungswege der organischen Baustoffe im Pflanzenkörper, Sitzungsberichte der Wiener Akademie d. Wiss., Bd. CVI, 1897.

2) H. v. Mohl, Über den Bau der Ringgefäße, Vermischte Schriften, S. 285. Sanio, Bot. Ztg., 1868, S. 113. Caspary, Monatsberichte der Berliner Akademie d. Wiss., Juli 1862. A. de Bary, Vergleichende Anatomie, S. 161 ff. E. Strasburger, Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen, Jena 1891, S. 510 ff., sowie an zahlreichen anderen Stellen des Werkes.

Die Bezeichnung »Tracheen und Tracheiden« basiert auf der früheren Annahme, daß die genannten Zellfusionen und Zellen ein »tracheales« Durchlüftungssystem vorstellen. Nachdem nun aber zweifellos sichergestellt ist, daß die in Rede stehenden Elementarorgane als wasserleitende Röhren fungieren, so erscheint es als eine naheliegende Forderung, unserer veränderten physiologischen Auffassung auch in der Terminologie Rechnung zu tragen. Von diesem Gedanken geleitet hat Potonié (Über die Zusammensetzung der Leitbündel bei den Gefäßkryptogamen, 1883) für das Wasserleitungssystem die Bezeichnung »Hydrom«, und für die Elemente desselben den Ausdruck »Hydroiden« vorgeschlagen. Diese Benennungen müssen an sich als ganz passend bezeichnet werden, nur fragt es sich, ob dieselben wirklich unentbehrlich sind. Ich möchte diese Frage nicht bejahen. Geht man auf die etymologische Bedeutung der Bezeichnungen Trachee bzw. Tracheide zurück, welche sich vom Adjektivum τραχύς, rauh, hart, uneben, herleiten, so findet man, daß die genannten Ausdrücke im Grunde genommen nicht mehr besagen, als daß es sich um derbwandige oder, mechanisch ausgedrückt, mit Festigkeitseinrichtungen versehene Röhren handelt. In diesem Sinne passen die Ausdrücke Tracheen und Tracheiden auch für wasserleitende Röhren, und es erscheint deshalb nicht notwendig, diese altherkömmlichen, allgemein in Gebrauch stehenden Termini durch neue zu ersetzen.

3) Wl. Rothert, Über den Bau der Membran der pflanzlichen Gefäße, Bulletin de l'Académie des Sciences de Cracovie, 1899. M. Körnicke, Über die spiraligen Verdickungsleisten in den Wasserleitungsbahnen der Pflanzen, Sitzungsberichte der Niederrhein. Gesellschaft f. Natur- u. Heilkunde in Bonn, 1899.

4) Betreffs des Baues der Hoftüpfel vgl. Th. Hartig, Bot. Ztg., 1863, S. 293; Sanio, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. IX, 1873, S. 50 ff.; Russow, Über die Entwickelung des Hoftüpfels usw., Sitzungsber. der Dorpater Naturf. Gesellsch., 1881; Derselbe, Zur Kenntniss des Holzes, insonderheit des Coniferenholzes, Bot. Centralblatt, Bd. XII, 1883, Nr. 1—5;

E. Strasburger, Bau und Wachsthum der Zellhäute, 1882, S. 42 ff. — Vgl. ferner de Bary, Vergleichende Anatomie, S. 165 ff.

5) Fr. Unger, Über den anatomischen Bau des Moosstammes, Sitzungsberichte der Wiener Akademie d. Wiss., Bd. XLIII, 1861, S. 497 ff. Lorentz, Grundlinien zu einer vergleichenden Anatomie der Laubmoose, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. VI, S. 388 ff. G Haberlandt, Über die physiologische Funktion des Centralstranges im Laubmoosstämmchen, Berichte der deutsch. bot. Gesellschaft, 1883; Derselbe, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XVII, S. 372 ff. Oltmanns, Über die Wasserbewegung in der Moospflanze, Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. IV, 1884. R. Goesfeld, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose, Bot. Ztg., 1892. A. Tansley and E. Chick, Notes on the conducting Tissue-system in Bryophyta, Annals of Botany, vol. XV, 1901. K. Goebel, Archegoniatenstudien, X. Beiträge zur Kenntnis australischer und neuseeländischer Bryophyten, Flora, Bd. XCVI, 1906.

6) J. Böhm, Über die Funktion der vegetabilischen Gefässe, Bot. Ztg., 1879, S. 227 ff. Vgl. ferner die Abhandlungen desselben Forschers in den Landwirthsch. Versuchsstationen, Bd. XX, 1877, S. 375 ff., in den Forschungen auf dem Gebiete der Agrikulturphysik, Bd. I, und in der Bot. Ztg., 1881, Nr. 49 und 50. — Fr. v. Höhnel, Über den negativen Druck der Gefässluft, Wissensch.-praktische Untersuchungen auf dem Gebiete des Pflanzenbaues, herausgeg. von Fr. Haberlandt, Bd. II, 1887, S. 89 ff. (erschien auch als Inaugural-Dissertation); Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Luft- und Saftbewegung in der Pflanze, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XII, 1879. R. Hartig, Über die Wasserbewegung in den Pflanzen, Bot. Ztg., 1883, S. 250 ff. (teilweise ein Auszug aus den größeren Abhandlungen des Verf. in den Untersuchungen aus dem forstbot. Institut in München, Bd. II, 1882, und Bd. III, 1883). Russow, Zur Kenntniss des Holzes usw., Bot. Centralbl., Bd. XIII, 1883, Nr. 1—5. G. Volkens, Über Wasserausscheidung in liquider Form an den Blättern höherer Pflanzen, Inaugural-Dissertation, Berlin 1882. Elfving, Über die Wasserleitung im Holz, Bot. Ztg., 1882, Nr. 42; Derselbe, Über den Transpirationsstrom in den Pflanzen, Acta Soc. Scient. Fenn., . XIV, 1884. J. Vesque, Recherches sur le mouvement de la sève ascendante, Ann. d. sc. nat. Bot., sér. 6, t. XIX. Scheit, Die Wasserbewegung im Holze, Bot. Ztg., 1884, S. 201. L. Errera, Une expérience sur l'ascension de la sève chez les plantes, Bulletin d. l. soc. bot. de Belgique, t. XXV. M. Westermaier, Zur Kenntniss der osmotischen Leistungen des lebenden Parenchyms, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., 1883; Derselbe, Untersuchungen über die Bedeutung toter Röhren und lebender Zellen für die Wasserbewegung in der Pflanze, Sitzungsberichte der Berliner Akademie d. Wiss., 1884. E. Godlewski, Zur Theorie der Wasserbewegung in den Pflanzen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XV, 1884. Janse, Die Mitwirkung der Markstrahlen bei der Wasserbewegung im Holze, ebenda. Bd. XVIII, 1887. S. Schwendener, Untersuchungen über das Saftsteigen, Sitzungsberichte der Berliner Akademie d. Wiss., 1886, S. 561 ff. Pappenheim, Zur Frage der Verschlussfähigkeit der Hoftüpfel im Splintholze, Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch., 1889. E. Strasburger, Leitungsbahnen, S. 537 ff. S. Schwendener, Zur Kritik der neuesten Untersuchungen über das Saftsteigen, Sitzungsberichte der Berliner Akademie d. Wiss., 1892. E. Strasburger, Über das Saftsteigen, Histologische Beiträge, Heft 5, 1893. Dixon and Joly, Philosophic. Transact., vol. CLXXXVI, 1895; ferner Annals of Botany, vol. X, 1896. H. Dixon, Proc. of the R. Dublin Society, vol. X, 1903. E. Askenasy, Über das Saftsteigen, Verhandl. des naturh.-med. Vereins zu Heidelberg, 1895. W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. I, S. 202 ff.; Copeland, Bot. Gazette, Bd. XXXV, 1902. A. Ursprung, Untersuchungen über die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen, Beihefte z. Bot. Centralbl., Bd. XVIII, 1904; Derselbe, Die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XLII, 1906; Derselbe, Abtötungs- und Ringelungsversuche an einigen Holzpflanzen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XLIV, 1907. H. Dixon, On the transpiration current in plants, Proc. of the R. Society, vol. LXXIX, 1906. C Steinbrinck, Zur Kohäsionstheorie des Saftsteigens, Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. XXII, 1904; Derselbe, Untersuchung über die Kohäsion strömender Flüssigkeiten mit Beziehung auf das Saftsteigeproblem der Bäume, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XLII, 1906. J. M. Janse, Der aufsteigende Strom in der Pflanze, I, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XLV, 1908. Schwendener, Vorlesungen über mechanische Probleme der Botanik, herausgeg. von Holtermann, Leipzig, 1909, S. 63 ff. A. Ursprung, Über die Bedeutung der Kohäsion für das Saftsteigen, Ber. d. d. bot. Ges. 1913. Renner, Experimentelle Beiträge

zur Kenntnis der Wasserbewegung, Flora, Bd. CIII, 1911; Derselbe, Theoretisches u. Experimentelles zur Kohäsionstheorie der Wasserbewegung, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. LVI, 1915. H. Holle, Untersuchungen über Welken, Vertrocknen und Wiederstraffwerden, Flora, Bd. CVIII, 1915. L. Jost, Versuche über die Wasserleitung in der Pflanze, Zeitschrift f. Botanik, 8. Jahrg., 1916. M. Nordhausen, Über die Saugkraft transpirierender Sprosse, Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., 34. Jahrg., 1916.

Von J. Sachs wurde in einer Reihe von Abhandlungen (Über die Porosität des Holzes, Arbeiten des bot. Institutes in Würzburg, Bd. II, S. 291 ff.; Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., S. 201 ff.) die schon früher von Fr. Unger vertretene Anschauung zu begründen versucht, daß sich das Wasser nicht im Lumen der leitenden Elemente aufwärts bewege, sondern in den verholzten Zellwänden. Die »Imbibitionstheorie« des Saftsteigens, welche längere Zeit hindurch die herrschende war, ist zuerst von J. Böhm bekämpft worden und gegenwärtig vollständig aufgegeben.

7) Hinsichtlich des Verschlusses der Hoftüpfel durch Aspirierung der Schließhaut vgl. Schwendener, Zur Kritik der neuesten Untersuchungen usw., Sitzungsberichte der Berliner Akademie der Wiss., 1892, S. 938 ff., und Strasburger, Histologische Beiträge, Heft 5, S. 85 ff.

8) L. Jost, Über Dickenwachstum und Jahresringbildung, Bot. Ztg., 1891; Derselbe, Über Beziehungen zwischen der Blattentwickelung und Gefässbildung in der Pflanze, Bot. Ztg., 1893. F. G. Kohl, Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe, Braunschweig 1886, S. 90 ff. H. Schenck, Über Struktur-Änderung submers vegetierender Landpflanzen, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., 1884, S. 481: Derselbe, Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse, Bibliotheca botanica, Heft 1, 1886. Constantin, Structure de la tige des plantes aquatiques, Ann. d. sc. nat. Bot., sér. 6, t. XIX. Strasburger, Leitungsbahnen, S. 929 ff. Westermaier und Ambronn, Beziehungen zwischen Lebensweise und Struktur der Schling- und Kletterpflanzen, Flora, 1881.

9) Ein Ungenannter (Hermine v. Reichenbach) Untersuchungen über die zellenartigen Ausführungen der Gefäße, Bot. Ztg., 1845. J. Böhm, Über Funktion und Genesis der Zellen in den Gefäßen des Holzes, Sitzungsberichte der Wiener Akademie d. Wissensch., Bd. LV, 2. Abth., 1867. Fr. Unger, Über die Ausfüllung alternder und verletzter Spiralgefäße durch Zellgewebe, ebenda, Bd. LVI, 1. Abth. 1867. Reess, Zur Kritik der Böhmschen Ansicht über die Entwickelungsgeschichte und Funktion der Thyllen, Bot. Ztg., 1868. G. Haberlandt, Funktion und Lage des Zellkernes, Jena 1887, S. 71 ff. H. Molisch, Zur Kenntniss der Thyllen, nebst Beobachtungen über Wundheilung in der Pflanze, Sitzungsberichte der Wiener Akademie d. Wiss., Bd. XCVII. 1. Abth., 1888. Hans Winkler, Botanische Untersuchungen aus Buitenzorg, I. 3. Über einen neuen Thyllentypus, Annales du Jardin. bot. de Buitenzorg, II. S., vol. V, 1905. H. v. Alten, Kritische Bemerkungen und neue Ansichten über die Thyllen, Bot. Ztg., 1909.

10) J. Sachs, Über die Leitung plastischer Stoffe durch verschiedene Gewebeformen, Flora, 1863, S. 33; Derselbe, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. III, 1863; Derselbe, Experimentalphysiologie, 1865, S. 374 ff. Vgl. ferner Pfeffer, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. VIII, 1872, S. 538; de Vries, Landwirthsch. Jahrbücher, herausgeg. von Nathusius und Thiel, Bd. VIII, 1879, S. 447; A. F. W. Schimper, Über Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern, Bot. Ztg., 1885; B. Schubert, Über die Parenchymscheiden in den Blättern der Dikotylen, Bot. Centralblatt, Bd. LXXII, 1897.

11) Strasburger (Leitungsbahnen, S. 474, und Lehrbuch der Botanik, 9. Aufl., S. 96) läßt den Begriff und die Bezeichnung »Cambiform« ganz fallen und rechnet die hierher gehörigen Elemente des Leptoms zum »Bast- oder Cribralparenchym«. Ich kann ihm hierin nicht folgen, denn wenn auch nach der begrifflichen Abtrennung der Geleitzellen (und der sie vertretenden Zellenzüge bei Gymnospermen und Pteridophyten) vom Cambiform, wozu sie früher gerechnet wurden, der Umfang dieses Begriffes eingeschränkt worden ist, so kann es doch keinem Zweifel unterliegen, daß die typische Cambiformzelle von einer typischen »Bastparenchym-«, d. i. Leitparenchymzelle scharf unterscheidbar ist. Strasburger legt meines Erachtens auf die zwischen Cambiform und Leitparenchym vorhandenen Übergänge deshalb ein zu großes Gewicht, weil er bei seiner Betrachtung des Gefäßbündelbaues von den sekundären Geweben, die beim nachträglichen Dickenwachstum gebildet werden, ausgeht und die

hierbei gewonnenen Auffassungen auf die primären Gefäßbündel überträgt. In der sekundären Rinde tritt allerdings das typische Cambiform dem Leitparenchym (Leptomparenchym) gegenüber in den Hintergrund.

12) Die Siebröhren wurden 1837 von Th. Hartig entdeckt. Aus der seitherigen Literatur über diese Organe sind hervorzuheben: Nägeli, Über die Siebröhren, Sitzungsberichte der Münchener Akademie d. Wiss., 1861; Hanstein, Die Milchsaftgefäße und verwandte Organe usw., Berlin 1864; de Bary, Vergleichende Anatomie, S. 179 ff.; K. Wilhelm, Beiträge zur Kenntniss des Siebröhrenapparates dikotyler Pflanzen, Leipzig 1880; Janczewski, Etudes comparées sur les tubes cribreux, Mém. d. la Société d. sc. nat. de Cherbourg, t. XXIII, 1891, p. 350; Russow, Über den Bau und die Entwickelung der Siebröhren, Sitzungsberichte der Dorpater Naturf. Gesellsch., 1882, S. 257 ff.; Strasburger, Bau und Wachstum der Zellhäute, S. 57 ff.; A. Fischer, Untersuchungen über das Siebröhrensystem der Cucurbitaceen, Berlin 1884; Derselbe, Über den Inhalt der Siebröhren in der unverletzten Pflanze, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. III, 1885; Derselbe, Neue Beiträge zur Kenntniss der Siebröhren, Berichte der math.-phys. Classe der k. sächs. Akademie d. Wiss., 1886; E. Zacharias, Über den Inhalt der Siebröhren von Cucurbita Pepo, Bot. Ztg., 1884; Lecomte, Contribution à l'étude du liber des Angiospermes, Annal. d. sc. nat. Bot., sér. 7, t. X; E. Strasburger, Leitungsbahnen, S. 286; Poirault, Recherches anatomiques sur les Cryptogames vasculaires, Annal. d. sc. nat., sér. 7, t. XVIII, 1893; A. W. Hill, Philosoph. Transact of the R. Soc. London, vol. CXCIV, 1901; E. Strasburger, Über Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXXVI, 1901; Derselbe, Die Siebtüpfel der Coniferen, Bot. Ztg., 1901. A. W. Hill, The histology of the sieve-tubes of Angiosperms, Annals of Botany, vol. XXII, 1908.

13) Die von Frank (Lehrbuch der Bot., Bd. I) und Blass (Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXII) ausgesprochene Ansicht, daß die Siebröhren nicht zur Leitung, sondern nur zur Speicherung von Eiweißsubstanzen dienen, ist bereits in der II. Aufl. dieses Buches (S. 341) zurückgewiesen worden.

14) Wie bereits im Texte kurz erwähnt wurde, hat Czapek (Über die Leitungswege der organischen Baustoffe im Pflanzenkörper, Sitzungsberichte der Akademie der Wiss. in Wien, Math.-naturw. Cl., Bd. CVI, 1897) die Ansicht zu begründen versucht, daß die Leptomstränge, und speziell die Siebröhren, mit der gemeinsamen Leitung der Kohlehydrate und der stickstoffhaltigen Assimilate betraut seien. Er spricht dem »Leitparenchym«, in den Blattstielen und in der Stengelrinde wenigstens, die Fähigkeit ab, Kohlehydrate in nennenswerter Menge weiterleiten zu können. Als wichtigstes Argument für die Annahme führt er die Ergebnisse von Resektionsversuchen an, wobei aus den Blattstielen verschiedener Pflanzen halbe Querlamellen herausgeschnitten wurden, so daß die Kontinuität des Gewebeverlaufes in der halben Querschnittsfläche des Blattstieles unterbrochen wurde. Dabei ergab sich, daß die Ableitung der assimilierten Kohlehydrate aus der entsprechenden Laminahälfte verhindert war. Da nun bei der erwähnten Operation nur die Gefäßbündel bzw. deren Leptomstränge eine vollständige Unterbrechung erfahren, während das Leitparenchym (Grundparenchym) der operierten Seite des Blattstieles mit dem der nicht operierten Seite in direkter Verbindung bleibt, so folgert Czapek aus dem obenerwähnten Versuchsergebnis, daß die Leitungswege geradlinige Bahnen sein müssen, und daß somit nur die Leptomstränge des Blattstieles hierfür in Betracht gezogen werden können.

Aus der ersten Hälfte dieser Schlußfolgerung, die unzweifelhaft richtig ist, kann aber die zweite nicht ohne weiteres abgeleitet werden. Dies wäre nur dann möglich, wenn im Leitparenchym ebensogut Längs- wie Querleitung stattfinden könnte. Diese Voraussetzung nimmt Czapek auch an (S. 119); mit ihrer Richtigkeit steht und fällt die ganze Beweisführung. Nun ist es aber schon von vornherein höchst unwahrscheinlich, daß im Leitparenchym ebensogut Längs- wie Querleitung möglich sein soll. Ganz abgesehen von der Längsstreckung der Leitparenchymzellen, die ein sehr deutlicher Fingerzeig ist, in welcher Richtung die Stoffleitung in bevorzugtem Maße vor sich geht, halte ich es auch für sehr wahrscheinlich, daß die Plasmahäute der Querwände die Stoffwanderung in höherem Maße begünstigende Eigenschaften besitzen, als die Plasmahäute der Längswände. Das Ergebnis der Czapekschen Resektionsversuche ist für mich nur eine interessante Bestätigung der Annahme, daß auch im Leitparenchym die Längsleitung viel leichter und rascher vor sich geht als die Querleitung, welch letztere in den erwähnten Versuchen so langsam erfolgte, daß die

Auswanderung der Kohlehydrate aus der entsprechenden Laminahälfte fast ganz sistiert war. Jedenfalls ist diese Folgerung von vornherein gerade so berechtigt, wie jene Czapeks, der die Auswanderung in den Leptomsträngen vor sich gehen läßt.

Meine Deutung der Czapekschen Versuche steht auch in vollem Einklang mit unseren sonstigen Kenntnissen und Erfahrungen über Bau und Funktion des Leitparenchyms. Aus meinen anatomischen Beobachtungen über den Zusammenhang des Assimilationssystems mit den Leitparenchymscheiden des Gefäßbündelnetzes der Laubblattspreite, sowie aus den experimentellen Untersuchungen Schimpers geht auf das deutlichste hervor, daß in den Leitparenchymscheiden die Ableitung der Kohlehydrate erfolgt. Czapek muß dies auch zugeben S. 139), fügt aber hinzu, »daß vom Grunde der Lamina an der Transport der Assimilate völlig durch die Leistung der Leptomteile der Leitbündel im Blattstiel besorgt wird«. Nun wäre es aber doch höchst sonderbar, wenn die Kohlehydrate, die in der Lamina in den Leitparenchymscheiden der Gefäßbündel ausgewandert sind, beim Übertritt in den Blattstiel diese Bahnen verlassen und nunmehr in die Leptomstränge übertreten würden. Gewebe von vollkommen gleichem Bau haben überall im Pflanzenkörper die gleiche Funktion zu leisten. Die Leptomteile bzw. Siebröhren der Blattspreite haben sicherlich genau dieselbe Aufgabe, wie die des Blattstieles und des Stengels. Wenn sie in der Blattspreite in erster Linie bloß zur Leitung der Eiweißsubstanzen bestimmt sind, so ist dies auch in den Blattstielen und Stengeln ihre Aufgabe.

Gegen die Auffassung Czapeks haben sich später auch Deleano (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. IL, 1911) und Ruhland (ebenda, Bd. L, 1912) ausgesprochen. Dagegen glaubt Schneider-Orelli (Centralblatt f. Bakt., Bd. XXIV, 1909) aus Beobachtungen an Apfelblättern, in denen Minierraupen die Hadrom- oder Leptomteile der Gefäßbündel zerstört hatten, eine Bestätigung der Czapekschen Ansicht ableiten zu sollen. Die Beweisführung ist aber nicht einwandfrei.

15) Joh. Hanstein, Versuche über die Leitung des Saftes durch die Rinde und Folgerungen daraus, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. II, 1860. Bei Beurteilung der Ergebnisse, die man bei Ringelungsversuchen erzielt, ist auch auf die von Vöchting festgestellte Polarität der Zweige Rücksicht zu nehmen, welche die Wurzelbildung an der Basis der abgeschnittenen Zweige anstrebt. Doch hat bereits Pfeffer (Pflanzenphysiologie, Bd. I, S. 324) hervorgehoben, daß dadurch die Beweiskraft jener Versuche nicht beeinträchtigt wird, denn die Wurzelbildung findet viel reichlicher am unteren Ende des längeren, als an jenem des kürzeren Zweigstückes statt. Wäre die Eiweißleitung durch die Ringelung nicht unterbrochen, so dürfte man wohl erwarten, daß die Wurzelbildung wie an einem ungeringelten Zweig am unteren Ende des ganzen zu dem Versuche verwendeten Zweiges am reichlichsten stattfinden würde.

16) Betreffs der Geleitzellen vgl. die in Anmerkung 12) zitierten Arbeiten von K. Wilhelm, A. Fischer u. Strasburger. Vgl. ferner G. Haberlandt, Zur Physiologie der Zellteilung, Erste Mitteilung, Sitzungsber. d. Berliner Akademie d. Wissensch. 1913, XVI. Zweite Mitteilung, ebenda, 1914, XLVI.

17) C. H. Schultz-Schultzenstein, Die Cyclose des Lebenssaftes in den Pflanzen, Nova Acta Acad. Leop.-Carol., Vol. XVIII, Suppl. II, 1841. H. v. Mohl, Über den Milchsaft und seine Bewegung, Bot. Ztg., 1843, S. 553. Unger, Annalen des Wiener Museums für Naturg., Bd. II, 1840; Derselbe, Anatomie und Physiologie der Pflanzen, 1855, S. 157 ff. Ein Ungenannter, Die Milchsaftgefässe, ihr Ursprung und ihre Entwickelung, Bot. Ztg., 1846. H. Schacht, Die Pflanzenzelle usw., 1852; Derselbe, Monatsberichte der Berliner Akademie d. Wiss., 1856. J. Hanstein, Die Milchsaftgefässe usw., Berlin 1864. Sachs, Experimental-Physiologie, 1865, S. 387. Trécul, Eine Reihe von Abhandlungen in den Comptes rendus (abgedruckt in den Ann. d. sc. nat.), 1862—1868. Dippel, Entstehung der Milchsaftgefässe, Rotterdam 1865. David, Über die Milchzellen der Euphorbiaceen, Moreen, Apocyneen und Asclepiadeen, Inauguraldissert., Breslau 1872. Schmalhausen, Beiträge zur Kenntniss der Milchsaftbehälter der Pflanzen, Mém. de l'acad. d. sc. de St. Pétersbourg, sér. 7, t. XXVI, no. 2. de Bary, Vergleichende Anatomie, S. 191 ff. und 447 ff. E. Faivre Recherches sur la circulation et sur le rôle du latex dans les Ficus elastica, Annales d. sc., nat., sér. 5, t. VI, 1866, S. 33 ff.; Derselbe, Etudes physiologiques sur le latex du Mûrier blanc, ebenda, sér. 5, t. X, 1869; Derselbe, Comptes rendus, t. LXXXVIII, 1879. J. Schullerus, Die physiologische Bedeutung des Milchsaftes von Euphorbia Lathyris, Abhandl. des

bot. Vereins der Prov. Brandenburg, Bd. XXIV, 1882. W. H. Scott, Zur Entwickelungsgeschichte der gegliederten Milchröhren, Arbeiten des bot. Institutes in Würzburg, herausgeg. von J. Sachs, Bd. II, S. 648. Emil Schmidt, Über den Plasmakörper der gegliederten Milchröhren, Bot. Ztg., 1882, Nr. 27 und 28. G. Haberlandt, Zur physiologischen Anatomie der Milchröhren, Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissensch., Bd. LXXXVII, 1883. M. Treub, Notice sur l'amidon dans les laticifères des Euphorbes. Annales du Jardin bot. de Buitenzorg, t. III. S. Schwendener, Einige Beobachtungen an Milchsaftgefässen, Sitzungsberichte der Berliner Akademie d. Wiss., 1885. A. F. W. Schimper, Über Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern, Bot. Ztg., 1885. G. Chauveaud, Recherches embryogéniques sur l'appareil laticifère des Euphorbiacées, Urticacées, Apocynées, Asclepiadées, Annal. d. sc. nat. Bot., sér. 7, t. XIV, 1891. L. Kny, Über die Milchsafthaare der Cichoriaceen, Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde in Berlin, 1893; Chimani, Untersuchungen über Bau und Anordnung der Milchröhren, Bot. Centralbl., Bd. LXI, 1895. R. Zander, Die Milchsafthaare der Cichoriaceen, Bibliotheca botanica, Heft 37, 1897. H. Molisch, Studien über den Milchsaft und Schleimsaft der Pflanzen, Jena 1901. L. Gaucher, Du rôle des laticifères, Annal. d. sc. nat. Bot., sér. 8, t. XII, 1900. H. Kniep, Über die Bedeutung des Milchsaftes der Pflanzen, Flora, Bd. XCIV, 1905. A. Zimmermann, Untersuchungen über die Gewinnung des Kautschuks von Manihot glaziovii, Tropenpflanzen, 1905 bis 1907. H. Fitting, Physiologische Grundlagen zur Bewertung der Zapfmethoden bei Kautschukbäumen nach einigen Versuchen an Hevea brasiliensis, Tropenpflanzer, XIII. Jahrg., 1909. Ch. Bernard, Quelques remarques à propos du rôle physiologique du latex, Annales du Jard. bot. de Buitenzorg, 1910. D. Bruschi, Contributo al studio fisiologico del latice, Annali di botanica 1909. A. Zimmermann, Der Manihot-Kautschuk, Jena 1913. F. Tobler, Zur Physiologie des Milchsaftes einiger Kautschukpflanzen, Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. Bd. XXI, 1913; Derselbe, Physiologische Milchsaft- u. Kautschukstudien I, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. LIV, 1914. H. Kniep, Die Funktion des Milchsaftes, Rubber Recueil, Amsterdam 1914. Vgl. auch die hier zitierte Literatur.

18) Aus der reichen Literatur über die Leitbündel bzw. Gefäßbündel seien hier unter Hinweis auf de Barys Vergleichende Anatomie bloß folgende Abhandlungen genannt: H. v. Mohl, De structura palmarum, in v. Martius, Genera et species palmarum; Derselbe, Über den Bau des Palmenstammes, Vermischte Schriften, 1845, S. 129; F. Unger, Über den Bau und das Wachsthum des Dicotyledonenstammes, Petersburg 1840; C. Nägeli, Beiträge zur Wissensch. Botanik, Heft 1, Leipzig 1859; Dippel, Über die Zusammensetzung des Gefässbündels der Kryptogamen, Giessen 1865; Derselbe, Das Mikroskop, Bd. II, 1869; Nägeli und Leitgeb, Entstehung und Wachsthum der Wurzeln, Beiträge zur wissensch. Botanik, Heft 4, 1867; Russow, Vergleichende Untersuch. über die Leitbündelkryptogamen, Mém. de l'acad. imp. de St. Pétersbourg, sér. 7, t. XIX, 1872; Derselbe, Betrachtungen über das Leitbündel- und Grundgewebe, Dorpat 1878; S. Schwendener, Das mechanische Princip usw., Leipzig 1874; van Tieghem, Recherches sur la symmétrie de structure dans les plantes vasculaires, Annales d. sc. nat., sér. 5, t. XIII; Derselbe, Recherches sur la structure des Aroidées, ebenda, sér. 5, t. VI, 1866; L. Kny, Über einige Abweichungen im Baue des Leitbündels der Monocotyledonen, Berlin 1881; G. Haberlandt, Über collaterale Gefässbündel im Laub der Farne, Sitzungsberichte der Wiener Akademie d. Wiss., Bd. LXXXIV, 1881; O. G. Petersen, Über das Auftreten bicollateraler Bündel bei verschiedenen Pflanzenfamilien, Englers bot. Jahrb., Bd. III, 1882; H. Potonié, Über die Zusammensetzung der Leitbündel bei den Gefässkryptogamen, Jahrb. des k. bot. Gartens zu Berlin, Bd. II, 1883; E. Heinricher, Der abnorme Stengelbau der Centaureen, anatomisch-physiologisch betrachtet, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., 1. Jahrg., 1883, S. 122 ff.; H. Ross, Beiträge zur Anatomie abnormer Monokotylenwurzeln, ebenda, 1883; A. Fischer, ebenda, 1883; M. O. Reinhardt, Das leitende Gewebe einiger anomal gebauten Monokotylenwurzeln, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XVI, 1885; Ph. van Tieghem, Structure de la tige des Primevères, Bull. de la Soc. bot. de France, 1886; Derselbe, Sur la polystelie, Annales des sciences nat. Bot., sér. 7, t. III, 1886; Derselbe, Traité de Botanique, 2. Aufl., Paris 1891, S. 673 ff. u. 737 ff.; Ph. v. Tieghem et Douliot, Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. Annales d. sc. nat. Bot., sér. 7, t. VIII, 1888; M. Möbius, Über das Vorkommen konzentrischer Gefässbündel mit zentralem Phloem und peripherischem Xylem, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. V, 1887; Leclerc du Sablon, Recherches sur la formation de

la tige des Fougères, Annales d. sc. nat. Bot., sér. 7, t. IX; G. Haberlandt, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose, II. Cap. Das Leitbündelsystem der Laubmoose, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XVII, 1886; E. Strasburger, Leitungsbahnen, 1891; P. Zenetti, Das Leitungssystem im Stamm von Osmunda regalis L. und dessen Übergang in den Blattstiel, Bot. Ztg., 1895; E. Perrot, Sur le tissu conducteur surnuméraire, Journal de Botanique, t. XI, 1897; J. Baranetzky, Recherches sur les faisceaux bicollatéraux, Ann. d. sc. nat. Bot., sér. 8, t. XII, 1900. H. Fischer, Der Pericykel in den freien Stengelorganen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXXV, 1900. J. C. Schoute, Die Stelärtheorie, Jena, Groningen, 1903. Em. Scherer, Studien über Gefäßbündeltypen und Gefäßformen, Beiheft zum bot. Zentralblatt, Bd. XVI, 1904. E. Gerresheim, Über den anatomischen Bau und die damit zusammenhängende Wirkungsweise der Wasserbahnen in den Fiederblättern der Dikotyledonen, Ber. d. deutsch. bot. Ges. XXX, Jahrg. 1912.

19) Wie aus dem Text hervorgeht, sind die Begriffe »Leitbündel« und »Gefäßbündel« keineswegs identisch. Der Begriff »Leitbündel« ist der allgemeinere, weil er auf rein physiologischer Basis beruht. In diesem Sinn ist also der Zentralstrang des Laubmoosstämmchens ebensogut ein Leitbündel, wie ein aus Siebröhren, Cambiformzellen, Gefäßen, Tracheiden und Holzparenchymzellen zusammengesetzter Gewebestrang. Als »Gefäßbündel« bezeichne ich aber in Übereinstimmung mit de Bary (Vergleichende Anatomie, S. 328) jene leitenden Stränge, »welche aus Tracheen (im weiteren Sinn) und Siebröhren als ihren wesentlichen Teilen bestehen«. Auch de Bary rechnet die mechanischen Stränge, welche die Gefäßbündel so häufig begleiten, nicht zu den letzteren; allein vom deskriptiv anatomischen Standpunkt aus kann er diese Trennung bloß als »konventionell« ansehen (l. c. S. 417). Stellt man sich dagegen auf den anatomisch-physiologischen Standpunkt, wie es in diesem Buche geschieht, so ist die Trennung der mechanischen Stränge vom Gefäßbündel nicht konventionell, sondern sachlich begründet.

Die von mir eingeführten Ausdrücke Leptom (von λεπτος, dünn, zart) und Hadrom (von ἁδρος, derb, grob) erwiesen sich gegenüber den Nägelischen Bezeichnungen Phloem und Xylem deshalb als notwendig, weil die letztgenannten Begriffe ausschließlich auf topographischer Basis beruhen, und deshalb in der physiologischen Pflanzenanatomie nicht anwendbar sind. — Die Ausdrücke Siebteil und Gefäßteil rühren von de Bary, die Ausdrücke Cribralteil und Vasalteil von Strasburger her.

20) A. F. W. Schimper, Über Bau und Lebensweise der Epiphyten Westindiens, Bot. Centralblatt, Bd. XVII 1884; Derselbe, Die epiphytische Vegetation Amerikas, Jena 1888. Lierau, Über die Wurzeln der Araceen, Englers bot. Jahrbücher, Bd. IX, 1888.

21) M. Westermaier, Untersuchungen über die Bedeutung toter Röhren und lebender Zellen für die Wasserbewegung in der Pflanze, Sitzungsberichte der Berliner Akademie der Wiss., 1884.

22) A. Fischer, Studien über die Siebröhren der Dicotylenblätter, Berichte der math.-phys. Classe der sächs. Akademie der Wissensch., 1885. A. Koch, Über den Verlauf und die Endigungen der Siebröhren in den Blättern, Bot. Ztg., 1884.

23) H. v. Mohl, Bot. Ztg., 1871, Nr. 1 und 2. Thomas, Zur vergleichenden Anatomie des Coniferenblattes, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. IV. de Bary, Vergleichende Anatomie, S. 395. A. Zimmermann, Über das Transfusionsgewebe, Flora, 1880. Max Scheit, Die Tracheidensäume der Blattbündel der Coniferen, Jenaer Zeitschr. f. Naturwiss., 1883. E. Strasburger, Leitungsbahnen, S. 102 ff.

24) Caspary, Die Hydrilleen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. I; Derselbe, Bemerkungen über die Schutzscheide und die Bildung des Stammes und der Wurzel, ebenda, Bd. IV. Pfitzer, Über die Schutzscheide der deutschen Equiseten, ebenda, Bd. VI. S. Schwendener, Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen, Abhandlungen der k. Akademie d. Wiss. zu Berlin, 1882. (Ein Auszug aus dieser Abhandlung findet sich in den Berichten der deutsch. bot. Gesellsch., 1883.) — Vgl. ferner Russows oben unter Anm. 14 zitierte Abhandlungen; van Wisselingh, De Kernscheede bij de wortels der Phanerogamen, Versl. en Mededeelingen der k. Akademie te Amsterdam, 1884; H. de Vries, Studien over zuigwortels, Maandblad voor Naturwetenschapen, Bd. XIII, Amsterdam 1886, und Bot. Ztg., 1886, S. 788 f.; S. Schwendener, Die Mestomscheiden der Gramineenblätter, Sitzungsberichte der Berliner Akademie d. Wiss., 1890; E. Strasburger, Leitungsbahnen, S. 105, 309, 344, 434 und an anderen Stellen;

H. Fischer, Der Pericykel in den freien Stengelorganen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXXV, 1900; K. Kroemer, Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel, Bibliotheca botanica, Heft 59, 1903. Diese Abhandlung enthält sehr zahlreiche bemerkenswerte Details über den Bau der Endodermis bzw. ihrer Zellwände. Die vielen von Kroemer vorgeschlagenen neuen Termini halte ich allerdings zum größten Teil für überflüssig. In der Einleitung, ferner im Schlußkapitel (S. 128) sagt Kroemer, daß er seine Arbeit unter dem Gesichtspunkt einer Hypothese von Herrn Prof. A. Meyer in Angriff genommen habe. Nach dieser »Hypothese« dienen die cutinisierten und verkorkten Membranstellen der Endodermis sowie der Wurzelhypodermis und der »Aufzellen«) »in erster Linie zur Herstellung eines relativen Abschlusses gegen das Hindurchtreten von den in Wasser gelösten Salzen und löslichen Reservestoffen durch die Membran«. Man wird nicht behaupten können, daß diese Hypothese einen neuen Gedanken enthalte. Alle Forscher, welche die relative Undurchlässigkeit der verkorkten Wandpartien der Endodermis für Wasser betont haben, sind doch selbstverständlich zugleich der Ansicht gewesen, daß diese Undurchlässigkeit auch für die im Wasser gelösten Stoffe gelte. Ich habe dies übrigens schon in der 2. Aufl. dieses Buches (S. 319) deutlich genug mit den Worten hervorgehoben: ». . . im Zellwandnetz der Scheide verhindert das Rahmenwerk der verkorkten Wandungsstreifen an den radialen Wänden den Wasserdurchtritt. Dasselbe gilt natürlich auch für die im Wasser gelösten Stoffe, die im Gefäßbündel geleitet werden«. Heinr. Müller, Über die Metakutisierung der Wurzelspitze und über die verkorkten Scheiden in den Achsen der Monokotyledonen, Bot. Ztg., 1906.

25) Unter den zahlreichen Abhandlungen, welche sich mit der Anordnung und dem Verlaufe der Gefäßbündel beschäftigen, können hier nur einige der wichtigsten namhaft gemacht werden; im übrigen ist auf de Barys Vergleichende Anatomie, S. 243 ff. zu verweisen.

H. v. Mohl, De structura palmarum, Monachii 1831; Derselbe, Structura caudicis filicum arborearum, in Martius' Icon. plant. crypt. Brasil.; Unger, Bau und Wachsthum des Dikotyledonenstammes, Petersburg 1840; Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot., Heft 3 und 4, und Beiträge zur wissensch. Bot., Heft 1; Cramer, in Nägeli und Cramer, Pflanzenphysiolog. Untersuch., Heft 3; Karsten, Die Vegetationsorgane der Palmen, Abhandl. der Berliner Akademie d. Wiss., 1847; Hanstein, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. I, und Sitzungsberichte der Berliner Akademie d. Wiss., 1857; C. v. Ettingshausen, Die Blattskelette der Dikotyledonen, Wien 1861; Hildebrand, Anatomische Untersuchungen über die Stämme der Begoniaceen, Berlin 1859; Geyler, Gefässbündelverlauf in der Laubblattregion der Coniferen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. VI; F. Schmitz, Das Fibrovasalsystem der Piperaceen, Inauguraldissert., Essen 1871; Vöchting, Bau der Melastomaceen, in Hansteins Bot. Abhandl. Bd. III; Derselbe, Morphol. und Anatomie der Rhipsalideen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. IX; J. Weiss, Flora, 1876; Falkenberg, Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monokotyledonen, Stuttgart 1876; Westermaier, Über das markständige Bündelsystem der Begoniaceen, Flora, 1879; Derselbe, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Pflanzen, II. Ein abnormer Dikotylentypus, Monatsberichte der Berliner Akademie der Wiss., 1881; M. O. Reinhardt, Das leitende Gewebe einiger anormal gebauten Monokotylenwurzeln, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XVI, 1885; W. v. Zalenski, Über die Ausbildung der Nervation bei verschiedenen Pflanzen, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., 1892. W. Schuster, Die Blattaderung des Dikotylenblattes und ihre Abhängigkeit von äußeren Einflüssen, Festschrift der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XXVI, 1908.

26) S. Simon, Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung von Gefäßverbindungen, Festschrift der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XXVI, 1908. H. F. Freundlich, Entwickelung und Regeneration von Gefäßbündeln in Blattgebilden, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XLVI, 1908.

27) J. Klein, Über Siebröhren bei den Florideen, Flora, 1877. H. Ambronn, Bot. Ztg., 1880. H. Will, Zur Anatomie von Macrocystis luxurians, ebenda, 1884. N. Wille, Siebhyphen bei den Algen, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Jahrg. 1885; Derselbe, Bidrag til Algernes physiologiske Anatomi, K. Svenska Vet. Akad. Handlingar, Bd. XXI, 1885. Vgl. auch Englers bot. Jahrb., Bd. VII, Heft 2. O. Rosenthal, Zur Kenntniss von Macrocystis und Thallassiophyllum, Flora, 1890. H. B. Hansteen, Studien zur Anatomie und Physiologie der Fucoideen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXIV, 1892. — A. de Bary, Vergleichende Mor-

phologie und Biologie der Pilze, Leipzig 1884, S. 322 ff. Ad. Weiss, Über gegliederte Milchsaftgefäße im Fruchtkörper von Lactarius deliciosus, Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissensch., Bd. XCI, 1. Abth., 1885.

28) G. Haberlandt, Entwickelungsgeschichte des mechanischen Systems, Leipzig 1879, S. 21 f., 73. S. Schwendener, Die Schutzscheiden, S. 63 ff. E. Strasburger, Über den Bau und das Wachsthum der Zellhäute, Jena 1882, S. 81.

29) Th. Lange, Beiträge zur Kenntniss der Entwickelung der Gefäße und Tracheiden, Flora, 1891. Nathansohn, Beiträge zur Kenntniss des Wachsthums der trachealen Elemente. Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXXII, 1898.

30) Vgl. die unter Anmerkung 12 zitierte Literatur.

Achter Abschnitt.

Das Speichersystem.

I. Allgemeines.

Die Assimilationsprodukte — im weitesten Sinne des Wortes — finden in der Pflanze gewöhnlich keine sofortige Verwendung. Selbst wenn der Verbrauch des betreffenden Stoffes in derselben Zelle erfolgt, in der er gebildet wurde, so verstreicht doch gewöhnlich von dem einen Prozeß bis zum anderen ein gewisser Zeitraum; die inneren und äußeren Bedingungen der Assimilationstätigkeit sind eben andere, als die Bedingungen des Verbrauches, der in erster Linie auf Wachstum beruht, und deshalb findet fast immer auch eine zeitliche Trennung dieser beiden Vorgänge statt. Sehr deutlich läßt sich dies schon bei verschiedenen Fadenalgen (Spirogyra, Ulothrix u. a.) beobachten, die tagsüber assimilieren und nachts ihre Zellteilungen eingehen; das bei Tag unter Mitwirkung des Lichtes produzierte Bildungsmaterial wird in der Nacht zu neuen Zellwänden usw. verarbeitet. Bei den höher entwickelten Pflanzen komplizieren sich natürlich die Verhältnisse; Assimilation und Verarbeitung sind nicht nur zeitlich, sondern auch räumlich voneinander getrennt. So wie nun die räumliche Trennung von Produktion und Verarbeitung notwendigerweise eine Stoffwanderung bedingt, ebenso hat die zeitliche Trennung jener beiden Vorgänge eine mehr oder minder ausgiebige Stoffspeicherung zur Folge. Der Ort der Speicherung kann dabei ein sehr verschiedenartiger sein. Im einfachsten Falle bleibt der Baustoff eine Zeitlang an seiner Bildungsstätte liegen, so z. B. die Stärkekörnchen im Chlorophyllkorn. In anderen Fällen findet die Ablagerung der Baustoffe entfernt vom Bildungsherd in Gewebearten der verschiedenartigsten Funktion statt, z. B. in Bastzellen, in verschiedenen Elementen des Leitungssystems, vor allem des Leitparenchyms, in den Nebenzellen des Spaltöffnungsapparates usw. In all diesen Fällen kann man die Stoffspeicherung ungezwungen als eine Nebenfunktion der betreffenden Gewebearten und Gewebesysteme auffassen, oder als einen temporären Funktionswechsel derselben. Das erstere gilt z. B. von den stärkeführenden Bastzellen, das letztere von den stärkespeichernden Holzparenchym- und Markstrahlenzellen. Derartige Vorkommnisse gehören natürlich nicht in den Rahmen dieses Abschnittes. Hier handelt es sich nur um jene ausgesprochensten Fälle der Stoffspeicherung, die

durch das Vorhandensein eines eigenen Speichergewebes charakterisiert sind; die letztere Bezeichnung aber wird nur dann am Platze sein, wenn die Hauptfunktion des betreffenden Gewebes in der Stoffspeicherung besteht.

Die aufgespeicherten Assimilationsprodukte dienen, wie schon erwähnt, vor allem als plastische Baustoffe für spätere Wachstumsvorgänge. Das sind die Reservestoffe im engeren Sinne des Wortes, wie sie vor allem in den Vermehrungsorganen der Pflanzen, in Samen und Früchten, sowie auch in Zwiebeln, Knollen und Rhizomen auftreten. In manchen Fällen können aufgespeicherte Assimilate vorwiegend oder selbst ausschließlich als Atmungsmaterial dienen. Neben diesen rein physiologischen Aufgaben kommen aber bei der Stoffspeicherung häufig auch ökologische Rücksichten in Betracht. In fleischigen Früchten, Blütenteilen usw. werden organische Stoffe als Lockmittel für Tiere aufgespeichert, die der Pflanze dafür einen Gegendienst leisten: durch Samenverbreitung, Fremdbestäubung oder Verteidigung. Auch diese Gewebe oder lokalen Einrichtungen können zum Speichersystem im weiteren Sinne des Wortes gerechnet werden. Sie sollen am Schluß dieses Abschnittes gesondert besprochen werden.

Schon in manchen Reproduktionsorganen, wie Zwiebeln und Knollen, findet neben der Aufspeicherung von Assimilationsprodukten auch eine Ansammlung von Wasser statt, wodurch es möglich wird, daß die junge Pflanze auch in trockenem Erdreich auswächst. Jedem Gärtner ist es ja zur Genüge bekannt, daß selbst frei in der Zimmerluft hängende Zwiebeln austreiben können. In solchen Fällen ist das aufgespeicherte Wasser ebensogut ein Reservestoff, wie Stärke, Eiweiß usw.; denn zum Aufbau eines lebenden Pflanzenkörpers ist das Wasser nicht weniger unentbehrlich, wie die plastischen Baustoffe.

Die Aufspeicherung von Wasser, mag sie auf was immer für eine Art erfolgen, ist aber nicht bloß für die Keimpflanze vorteilhaft. Auch die ausgewachsene Pflanze kann aus solchen Einrichtungen Nutzen ziehen, und für die Pflanzen trockener Klimate ist die Anlage eigener Wasserreservoire oftmals geradezu eine Lebensbedingung. Solche »Wassergewebe« und andere histologische Einrichtungen, die der gleichen Funktion dienen, werden dann gewöhnlich in unmittelbarer Nachbarschaft desjenigen Gewebesystems angelegt, das unter einem eventuellen Wassermangel am meisten leiden würde; d. i. das Assimilationssystem. Andererseits muß auch dafür gesorgt sein, daß die Wiederfüllung der ganz oder teilweise entleerten Reservoire seitens der Wasserbahnen leicht erfolgen kann.

Nach diesen einleitenden Bemerkungen können wir nun an eine Definierung und Umgrenzung des Speichersystems gehen. Alle jene Gewebe, deren Hauptfunktion in der Aufspeicherung von Assimilationsprodukten besteht, die späterhin zu Wachstumszwecken und überhaupt im Stoffwechsel Verwendung finden oder bestimmten ökologischen Zwecken dienen, bilden mitsamt den Wasserreservoiren das Speichersystem der Pflanze.

Über die allgemeinen Eigenschaften des Speichersystems läßt sich bei der großen Verschiedenheit der aufgespeicherten Stoffe nur weniges sagen. Daß die Speichergewebe in der Regel zu den großzelligen Parenchymgeweben gehören, entspricht begreiflicherweise ihrer Funktion; und daß sich in ihrem

anatomischen Bau verschiedene Einrichtungen nachweisen lassen, die eine rasche Füllung, beziehungsweise Entleerung ermöglichen, steht gleichfalls mit ihrer physiologischen Aufgabe im Zusammenhang.

II. Die Speicherung des Wassers.

A. Die Wassergewebe[1]).

Bei zahlreichen Pflanzen der wärmeren Klimate wird die ungestörte Funktion der Assimilationsorgane durch die Ausbildung eines wasserspeichernden Gewebes sichergestellt, das wir mit Pfitzer als »Wassergewebe« bezeichnen wollen. Vorzugsweise sind es Bewohner trockener Standorte, Pflanzen, welche auf felsigem Terrain wachsen oder epiphytisch leben, deren Assimilationsorgane mit schützendem Wassergewebe versehen sind. Hierher gehören vor allem die Bromeliaceen, Peperomien, Begonien, Tradescantien, manche Orchideen u. a. Das Bedürfnis nach Ausbildung eines Wassergewebes kann sich aber auch bei solchen Tropenpflanzen einstellen, welche feuchtere Standorte bevorzugen, zumal wenn große, dünne Laubblattflächen entwickelt werden, die unter dem Einfluß der Tropensonne zeitweise enorm stark transpirieren. Hierher sind beispielsweise die Gattungen Canna, Maranta und andere Scitamineen, Ficus elástica, Conocephalus ovatus, Euphorbia thymifolia und viele Palmen zu rechnen. Bei vielen Bewohnern des Meeresstrandes (Halophyten), ja selbst bei Mangrovepflanzen, die eine halb aquatische Lebensweise führen, kommt es gleichfalls zu reichlicher Ausbildung von Wassergewebe. Auch hier steht die Sukkulenz mit dem Bedürfnis nach Transpirationsschutz im Zusammenhang, da die osmotische Wasseraufnahme aus salzreichem Erdreich und Wasser natürlich in hohem Maße erschwert ist. Auch soll nach Schimper die bei stärkerer Transpiration eintretende Salzanhäufung in den Laubblättern die Assimilation stark beeinträchtigen.

Die Wassergewebe werden von lebenden Parenchymzellen gebildet, die oft eine beträchtliche Größe erreichen. Der Zellinhalt besteht, abgesehen von einem dünnen plasmatischen Wandbeleg mit dem Zellkern und spärlichen Chlorophyllkörnchen, aus wässeriger, farbloser Flüssigkeit, die bei innerer Lage des Wassergewebes häufig von einem dünnen Schleim ersetzt wird. Die Zellwandungen sind in typischer Ausbildung zart und tüpfellos, längs der Zellkanten hin und wieder zu kollenchymatischer Verdickung neigend. Im Blatt von Peperomia incana zeigt die an das Assimilationsgewebe grenzende Zellschicht des Wassergewebes längs der Zellkanten auffällige Wandverdickungen; es kommt ein zierliches, festes Gebälke zustande, auf dessen unterer Seite die dünne Schicht des Assimilationsgewebes ausgespannt ist. Bei großem Wasserverluste bleibt dieses demnach vor Zerrung und Faltenbildung bewahrt.

Die Form der Wassergewebszellen ist meist annähernd isodiametrisch, nicht selten aber bedeutend gestreckt, wobei die Streckungsrichtung erkennen läßt, daß es sich dabei um den Zufluß des Wassers zum Assimilationsgewebe auf möglichst kurzem Wege handelt (Hohenbergia strobilacea). In flächenförmig ausgebreiteten Laubblättern sind dann die Wassergewebszellen als Palisaden entwickelt (Carapa moluccensis, Rhizophora mucronata).

Ihrer Lage nach kann man äußere und innere Wassergewebe unterscheiden. Die ersteren, aus der Weiterbildung des epidermalen Wassergewebesystems hervorgegangen (vgl. S. 109), treten vorzugsweise auf den Oberseiten flach ausgebreiteter Laubblätter auf. Bei dorsiventralem Bau des Blattes wird dabei namentlich die Blattoberseite bevorzugt. Die innere Lage der Wassergewebe dagegen ist namentlich in solchen Assimilationsorganen zu beobachten, die auch hinsichtlich ihrer äußeren Gestalt die Anpassung an trockenes Klima sofort erkennen lassen. Die Cacteen, Agaven, Aloen und Mesembryanthemumarten sind hierher gehörige Beispiele. — Für beiderlei Anordnungstypen ist die unmittelbare Nachbarschaft des Assimilationssystems charakteristisch, das mit möglichst großer Fläche dem Wassergewebe anliegt. So beobachtet man z. B. unter der oberen Epidermis des Blattes von Maranta arundinacea eine Lage von hohen Wassergewebszellen, die stumpf kegelförmig in das Palisadengewebe vorspringen. Eine noch weitergehende Verzahnung des Assimilationssystems mit dem Wassergewebe kommt in den Blättern von Hohenbergia strobilacea zustande, was infolge der hierdurch bedingten Oberflächenvergrößerung für die rasche Füllung und Entleerung des Wasserreservoirs nicht ohne Bedeutung sein kann. Die gleiche funktionelle Bedeutung kommt wohl auch den von Lippitsch bei Ravenala madagascariensis und einigen Strelitziaarten (Str. farinosa, reginae und alba) beobachteten »Wassergewebszapfen« zu, die als farblose, palisadenförmige Zellen von dem Wassergewebe der Blattoberseite aus ins Assimilationssystem hineinragen.

Hinsichtlich der quantitativen Ausbildung des Wassergewebes gibt es alle Übergänge zwischen jenen Epidermen, bei denen sich die Steigerung ihrer Funktion als Wassergewebsmantel durch eine bedeutendere Höhe der Zellen oder durch tangentiale Teilungen ausspricht, und jenen mächtig entwickelten Wassergewebsmassen sukkulenter Assimilationsorgane, denen gegenüber das Assimilationssystem in Form ganz dünner Lamellen auftritt. Bemerkenswert ist, daß der der Gefahr zu starker Transpiration bzw. Vertrocknung am meisten ausgesetzte Blattrand bei verschiedenen Pflanzen mit einem lokalen, ein- bis mehrschichtigen Wassergewebe versehen ist, das den übrigen Teilen der Blattspreite fehlt oder hier eine geringere Schichtenzahl aufweist. Dies ist nach R. Hintz bei Acacia leprosa, salicifolia, longifolia u. a., verschiedenen Quercusarten (Qu. pedunculata, macrocarpa, Ilex, coccifera und Suber), Ilex aquifolium, Hakea eucalyptoides u. a. der Fall. An noch jungen Blättern von Musaarten besteht nach Lippitsch der farblose Blattrand in seiner ganzen Dicke aus Wassergewebe, das an älteren Blättern mit eingerissenen Rändern allerdings ganz vertrocknet ist.

Eine merkwürdige Erscheinung betreffs der quantitativen Ausbildung des Wassergewebes hat Schimper bei den epiphytischen Peperomien und Gesneraceen beobachtet. In alternden Blättern nimmt nämlich das Wassergewebe durch Streckung seiner Zellen ganz bedeutend an Mächtigkeit zu. So betrug z. B. bei der Gesneracee Codonanthe Devosii die Dicke eines Blattes von mittlerem Alter durchschnittlich 2,5 mm, diejenige eines alternden und schon vergilbenden Blattes 5 mm. Dieser beträchtliche Unterschied beruht ausschließlich auf der Dickenzunahme des Wassergewebes. Daß die alternden Blätter tatsächlich als Wasserreservoire für die jungen assimilierenden Blätter dienen, wurde von Schimper

auch experimentell nachgewiesen. Die gleiche Erscheinung beobachtete ich bei Rhizophora mucronata. Die bereits grüngelben älteren Blätter der von mir am Strande der Koralleninsel Edam bei Batavia gesammelten Zweige dieses Mangrovebaumes waren gerade noch einmal so dick, als die bereits ausgewachsenen Blätter. Nachstehende kleine Tabelle zeigt, daß auch hier die Dickenzunahme des alternden Blattes bloß durch das Wachstum des Wassergewebes bewirkt wird.

	Ausgewachsenes grünes Blatt	Alterndes gelbgrünes Blatt
Dicke des Assimilationsgewebes (inkl. der unteren Epidermis)	0,426 mm	0,426 mm
Dicke des Wassergewebes (inkl. der oberen Epidermis)	0,355 »	1,037 »
Dicke des ganzen Blattes.	0,781 »	1,463 »

Läßt man einen abgeschnittenen Zweig von Rhizophora mucronata ohne Wasserzufuhr transpirieren, so beobachtet man, daß nach einigen Tagen die älteren vergilbten Blätter bedeutend geschrumpft und mit gerunzelter Oberfläche versehen sind, während mit Ausnahme der jüngsten, noch unausgewachsenen Blätter die übrigen Blattpaare kaum merklich erschlafft sind und auch noch keine gerunzelte Oberfläche besitzen. Daraus geht die Bedeutung der älteren Blätter als Wasserreservoire deutlich hervor.

Nicht immer findet die Ausbildung des Wassergewebes in den Assimilationsorganen bzw. den Blattspreiten statt. Bei vielen epiphytischen Orchideen erfolgt die Aufspeicherung von Wasser in Luftknollen (Scheinknollen), die aus mehreren oder nur einem einzigen Stammgliede bestehen können. Auch verschiedene Rubiaceen, Vaccinieen, Melastomaceen und Gesneraarten sind mit mehr oder minder großen knolligen Wasserbehältern ausgerüstet. Das bekannteste Beispiel in dieser Hinsicht ist die Kartoffelknolle, die uns überdies lehrt, daß in den meisten Knollen, gleichwie in den Zwiebeln, eine Arbeitsteilung zwischen Wasser und plastische Baustoffe speichernden Geweben noch nicht eingetreten ist.

Die größten Wasserreservoire sind wohl die fleischigen Stammknollen der »Ameisenpflanzen« Myrmecodia und Hydnophytum, zweier im malaiischen Archipel, in Neuguinea und im südlichen Australien einheimischer epiphytischer Rubiaceengattungen. Die aus dem Hypokotyl der Keimpflanze sich entwickelnde Knolle erreicht bei Hydnophytum tortuosum nach Beccari einen Durchmesser von 60 cm, bei Myrmecodia eine Länge von 30 und eine Dicke von 20 cm. Sie besteht aus einem saftreichen Wassergewebe und wird von zahlreichen kommunizierenden Höhlen und Gängen durchsetzt, welche bei Myrmecodia auf der Substratseite zwischen den Wurzeln mit einer größeren Öffnung nach außen münden. Außerdem sind auch seitlich kleinere Löcher vorhanden. Die Wände der Höhlen sind, gleichwie die Außenseite der Knolle, mit einer Korkhaut bekleidet, auf der sich weißliche kleine Höcker erheben, die Treub als Durchlüftungsorgane, als Lentizellen betrachtet. Die in den Höhlen wohnenden zahlreichen Ameisen verteidigen zwar, wie nicht anders zu erwarten, ihre Wohnstätte, doch ist nicht einzusehen, gegen was für Feinde sich diese Abwehr richten könnte. Mit Recht hält deshalb Treub, der durch Kulturversuche nachge-

wiesen hat, daß die Höhlen und Gänge in den Knollen, sowie letztere selbst, ganz unabhängig von den sie bewohnenden Ameisen entstehen, jene merkwürdigen Organe für riesige Wasserspeicher und die Höhlen und Gänge darin für große Durchlüftungsräume, die das mächtige Knollengewebe, das fortwährend in die Dicke wächst, mit der für die Atmung nötigen Sauerstoffmenge versehen.

Die physiologische Funktion der Wassergewebe ist bereits von Pfitzer richtig erkannt worden. Eine experimentelle Behandlung hat aber dieser Gegenstand erst durch Westermaier erfahren. Von diesem Autor wurden namentlich die folgenden drei Punkte festgestellt, welche für die Physiologie der epidermalen Wassergewebe von besonderer Wichtigkeit sind:

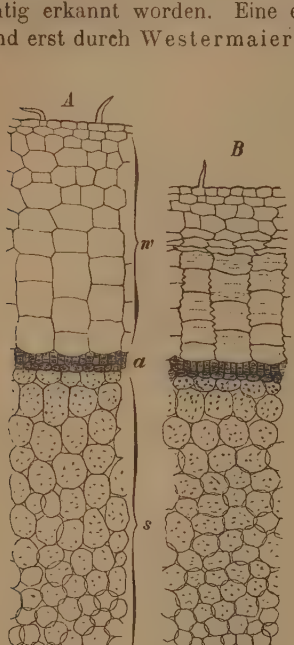


Fig. 159. Blattquerschnitt von Peperomia trichocarpa. *A* Querschnitt eines frischen Blattes. *B* Querschnitt eines vom Stamme losgetrennten Blattes nach viertägiger Transpiration bei 18 bis 20° C; *w* Wassergewebe; *a* Assimilationssystem; *s* Schwammparenchym.

1. Bei allmählichem Austrocknen eines Laubblattes, das mit Wassergewebe versehen ist, machen sich die Erscheinungen des Wasserverlustes am frühesten in dem angeführten Gewebe geltend. Die Wassergewebszellen kollabieren in auffälliger Weise, während das Assimilationsgewebe noch keine merklichen Spuren des Wasserverlustes zeigt. Diese Eigenschaft der leichten, raschen Wasserabgabe ist natürlich eine Hauptbedingung für die Funktion eines Gewebes, das als Wasserreservoir dienen soll.

2. Bei eintretendem Wasserverluste kollabieren die Zellen des Wassergewebes, indem ihre dünnen Radialwände wellig verbogen werden (Fig. 159 *B*). Dies beruht auf der Kohäsion des gespeicherten Wassers, das bei seiner Volumabnahme nicht zerreißt, sich auch nicht von der Zellwand ablöst, sondern die Tangentialwände aneinander zieht, wobei die Radialwände sich wellig verbiegen müssen. Hiermit hängt zusammen, daß an Stelle des Wassers nicht Luft in die Zellen eintritt, was mit dem Vorhandensein eines lebenden Plasmaschlauches unverträglich wäre. Die Zartheit der radialen Wandungen, die das blasebalgähnliche Spiel des ganzen Gewebes ermöglicht, ist deshalb ein wichtiges anatomisches Merkmal der epidermalen Wassergewebe.

3. Bei erneuter Wasserzufuhr wird seitens des kollabierten Gewebes durch osmotische Saugung rasch wieder Wasser aufgenommen und die verbogenen Radialwände werden nun wieder geradegestreckt. Diese Möglichkeit der Füllung des Wassergewebes nach wiederholter Entleerung gehört natürlich gleichfalls zu den wesentlichen Merkmalen dieses Gewebes.

Im Anschluß an diese drei Hauptpunkte mögen hier noch einige ergänzende Bemerkungen Platz finden.

Die Entleerung des Wassergewebes bei eintretender Trockenheit erfolgt auf doppelte Weise. Der weitaus kleinere Teil des aufgespeicherten Wassers entweicht direkt in Gasform, teils durch die Außenwandungen der Epidermis, teils durch Vermittelung des Durchlüftungssystems, das auch in den Wassergeweben zu wenngleich spärlicher Ausbildung gelangt. Den größten Teil der aufgespeicherten Wassermenge reißt aber vermöge seiner stärkeren osmotischen Saugkraft das Assimilationssystem an sich, welches auf diese Weise noch eine geraume Zeit lang seine Transpirationsverluste deckt. Der Schutz, den das Wassergewebe derart bei mangelnder Wasserzufuhr dem Assimilationssystem gewährt, hat demnach nicht nur den Zweck, das Leben des letztgenannten Gewebes zu erhalten, beziehungsweise seine Austrocknung zu verhüten; vor allem soll vielmehr die ungestörte Fortdauer seiner Funktion ermöglicht werden. Während bei ungehinderter Wasserzufuhr das Chlorophyllparenchym seinen Bedarf an Wasser und gelösten Nährsalzen von den Gefäßbündeln her deckt, wird nach dem Versiegen dieser Quellen das gefüllte Wasserreservoir in Anspruch genommen.

Die Kollabeszenz des epidermalen Wassergewebes geht in den ersten Stadien noch ohne Faltenbildung seitens der radialen Wandungen vor sich. Infolge des sinkenden Druckes der Zellinhalte können sich nämlich die gespannten Radialwände elastisch zusammenziehen. Da sich durch Einlegen der betreffenden Blätter oder Blattquerschnitte in mehrprozentige Kochsalzlösung der Turgor der Wassergewebszellen vollständig aufheben läßt, wodurch dann auch die elastischen Dehnungen der Zellwände ausgeglichen werden, so kann man durch derartige plasmolytische Versuche mit ziemlicher Genauigkeit bestimmen, bis zu welcher Grenze die Kollabeszenz des Wassergewebes nur auf Kontraktion seiner Radialwände beruht. Die von mir mit Blättern von Peperomia trichocarpa angestellten Versuche und Messungen ergaben als übereinstimmendes Resultat eine radiale Verkürzung von nahezu 6% der Gesamtdicke des Wassergewebes, bei vollständig aufgehobenem Turgor. Man sieht hieraus, daß bei kleineren Schwankungen im Wassergehalte die Mechanik der Kollabeszenz eine andere ist, als bei größerem Wasserverlust.

Ein ganz abweichend gebautes Wassergewebe umgibt nach Schwendener die am oberen Ende der Blattstiele der Marantaceen auftretenden heliotropisch empfindlichen Gelenkpolster. Es besteht aus einem Mantel gestreckter, meist schräg aufwärts gerichteter Zellen, deren Längswände beim Welken nicht wellig verbogen werden, sondern gerade gestreckt bleiben. Die Mechanik der Volumverminderung bei Wasserabgabe ist hier demnach eine andere wie beim gewöhnlichen Wassergewebe. Sie charakterisiert sich dadurch, daß der Winkel, den die schief gestellten Zellen mit der Längsachse bilden, beim Welken kleiner wird. Die peripheren Enden der Zellen rücken infolgedessen etwas nach innen, und die Dicke des Wassergewebes nimmt um ebensoviel ab. Dabei wird die Querschnittsform der Zellen zusammengedrückt, ihr in der Radia ebene liegender Querdurchmesser wird kleiner.

Schon bei den Moosen finden wir Wassergewebe ausgebildet, die allerdings häufig auch plastische Baustoffe speichern. Unter den Lebermoosen sind hier die Marchantieen zu nennen, deren Thallus unter den Luftkammern mit ihrem Assimilationsgewebe ein farbloses, großzelliges Gewebe besitzt, das in erster Linie der angegebenen Funktion dient. Bei den Laubmoosen beschränkt sich das Vorkommen von Wassergewebe auf das Sporogonium; die Geschlechtsgeneration, das beblätterte Stämmchen, hat sich dem zeitweiligen Wassermangel auf direktere Weise angepaßt, indem es vollständig austrocknen kann, ohne sein Leben einzubüßen. Das Wassergewebe der Laubmooskapsel tritt teils subepidermal in der Kapselwand (Funaria hygrometrica) oder im Kapselhals auf (Webera elongata), teils als inneres Wassergewebe in der Columella, wo es aber auch häufig, besonders im Jugendzustande, Stärke speichert.

B. Schleimgewebe als Wasserspeicher[2].

Die physiologische und ökologische Bedeutung der vegetabilischen Schleime ist eine sehr verschiedene. An dieser Stelle sind nur jene schleimbildenden Zellen und Gewebe zu besprechen, die als Wasserspeicher fungieren, indem die mehr oder minder dünnflüssigen Pflanzenschleime das Wasser durch Verdunstung schwerer entweichen lassen, als gewöhnlicher Zellsaft. Wenn der Schleim in entwickelungsgeschichtlicher Hinsicht zum Zellinhalt gehört, wie z. B. bei verschiedenen Sukkulenten (Aloe, Agave, Cacteen usw.), in Zwiebeln, in den Wurzelknollen der Orchideen, so fällt die begriffliche Abgrenzung der Schleimgewebe von typischen Wassergeweben aus dem Grunde nicht leicht, weil schon bei letzteren der Zellsaft nicht selten einen ganz dünnflüssigen Schleim vorstellt. Eine scharfe Abgrenzung ergibt sich aber, wenn der Schleim in entwickelungsgeschichtlicher Hinsicht der Zellwand angehört, die sich schleimig verdickt und reichlich Wasser speichert. Diese Abgrenzung beruht aber nicht auf der verschiedenen Entwickelungsgeschichte, die ja in anatomisch-physiologischen Einteilungsfragen nicht in Betracht kommt. Sie beruht vielmehr auf einem physiologischen Unterschiede, der darin besteht, daß in typischen Wassergeweben die osmotische Füllung der Zellen mit Wasser an die Gegenwart eines lebenden Plasmaschlauches bzw. einer Plasmahaut gebunden ist, was in den typischen Schleimgeweben (mit Membranschleim) nicht der Fall ist.

Wenn die Schleimmasse in entwickelungsgeschichtlicher Hinsicht die Bedeutung von sehr stark verdickten, oft zart geschichteten Zellmembranen besitzt (Marchantieen, Malvaceen, Cacteen, Lauraceen), so weisen nach den vorliegenden Untersuchungen die schleimigen Verdickungsschichten schon bei ihrer Entstehung die chemischen und physikalischen Eigenschaften des fertigen Zustandes auf. Die primären Zellwände verschleimen in der Regel nicht. Doch werden sie nicht selten bei gruppen- oder reihenweiser Anordnung der Schleimzellen zerrissen und aufgelöst, so daß größere Lücken (Tiliaceen) oder Gänge (Fegatella) zustande kommen. — Die Verdickung ist entweder ringsum eine gleichmäßige oder sie beschränkt sich auf gewisse Zellwandpartien, so daß das stark reduzierte, oft nur mehr spaltenförmige Zellumen eine starke exzentrische Lagerung zeigt.

Abgesehen von der schon im Abschnitt über das Hautsystem (S. 109) besprochenen schleimigen Verdickung der Epidermisinnenwände verschiedener Pflanzen, kommt es in vegetativen Organen, speziell in Laubblättern, zumeist bloß zur Ausbildung idioblastischer Schleimzellen oder Schleimzellgruppen und -reihen.

Bei manchen Pflanzen läßt sich in ein und demselben Blatt ein kombiniertes Auftreten von typischem, schleimfreiem Wassergewebe mit echten Schleimzellen beobachten; so z. B. bei Conocephalus ovatus und Rhizophora mucronata. Bei letzterer keilen sich an der Grenze zwischen Wasser- und Palisadengewebe gestreckte Schleimzellen mit einseitig verdickten Wandungen zwischen die Palisaden ein.

Bei vielen holzigen Wüstenpflanzen (Haloxylon, Eurotia, Calligonum, Halimodendron u. a.) kommen nach Jönsson[3]) in der Rinde der Zweige und Äste Komplexe von Schleimzellen vor, die entwickelungsgeschichtlich vom Phellogen abstammen und deshalb von Jönsson als »Schleimkork« bezeichnet werden. Sie sprengen die darüber befindlichen typischen Korkzellagen, gelangen so an die Oberfläche und fungieren nun nicht nur als wasserspeicherndes, sondern auch als wasserabsorbierendes Gewebe.

Als wasserspeichernde Einrichtungen sind auch die sog. Quellschichten[4]) der Frucht- und Samenschalen zahlreicher Pflanzen anzusehen. Besonders häufig findet man solche das Austrocknen der keimenden Samen verhütende Schleimgewebe bei Pflanzen trockener Standorte, so z. B. bei vielen Cruciferen und Labiaten. — Gewöhnlich bildet die Quellschicht die oberflächliche Zellage der Frucht oder Samenschale; so z. B. bei Linum, Salvia, Plantago und vielen anderen. Diese Lagerung entspricht natürlich am vollkommensten ihrer Funktion; unmittelbare Wasserzufuhr und räumlich unbeengte Quellung sind die Vorteile dieser Anordnung. Bisweilen treten aber die Quellschichten auch im Innern der Samenschalen, oder an ihrer Innenfläche auf.

Im nachfolgenden möge nun das Schleimgewebe einiger Frucht- und Samenschalen etwas eingehender beschrieben werden.

Ein oft zitiertes Beispiel ist die Quellschicht der Samenschale des Leins (Linum usitatissimum). Ihre prismatischen Zellen sind durch dünne, scharf konturierte Mittellamellen voneinander getrennt, die sich oberseits an die Cuticularschichten der Außenwände ansetzen. Die sekundären Verdickungsschichten der Außen- und Innenwände sind in hohem Grade quellbar; bei verlangsamter Wasseraufnahme zeigen sie eine deutliche Schichtung, die aber bei zunehmender Quellung bald wieder verschwindet. Die dünnen, wenig dehnsamen Mittellamellen können dem starken Zuge, den sie infolge des Druckes der quellenden Schichten auf die stärkeren Cuticularschichten der Außenwände erleiden, nicht lange widerstehen und zerreißen endlich, so daß die stellenweise gleichfalls mit Rissen versehenen Außenwandungen von den Schleimprismen gleich einer Decke abgehoben werden. Diese verhütet ein allzu rasches Verfließen des Schleimes.

Die Teilfrüchte der Salviaarten sind gleichfalls mit einer oberflächlich gelegenen Quellschicht versehen, deren prismatisch geformte Zellen ungefähr zweimal so hoch als breit sind. Bei der Quellung der sekundären Verdickungsschichten, die namentlich den Seitenwänden angehören, werden nicht, wie beim Lein, die zwischen den Zellen befindlichen Mittellamellen zerrissen, sondern

die gequollenen Wandpartien treten in Form von langen Schläuchen aus dem Maschenwerk der dünnen Mittellamellen heraus. Oben verbreitern sich diese Schläuche und fließen bei fortschreitender Quellung vollständig ineinander. Die innerste (tertiäre) Verdickungsschicht der Seitenwände ist nicht quellungsfähig; sie spaltet sich vielmehr beim Quellungsprozeß in ein bis mehrere Schraubenbänder, die von dem sich streckenden Gallertschlauch mit herausgerissen werden. Mit weit auseinandergezogenen Windungen sind diese Fasern schließlich dem Schleim eingebettet. Das Vorkommen solcher »Faserschichten« in den Zellwandungen der Quellungsgewebe beschränkt sich nicht nur auf die Spaltfrüchte der Salviaarten. Man kann sie auch an den Samenhüllen von Pflanzen aus sehr verschiedenen anderen Familien beobachten, so z. B. bei den Gattungen Ocymum, Senecio, Collomia, Gilia, Ipomopsis, Polemonium (Unger). Es geht hieraus hervor, daß die erwähnten Schraubenbänder von irgendeiner Bedeutung sind, und es ist ein naheliegender Gedanke, diese Bedeutung darin zu suchen, daß sie, wie ein zartes Gerüst die Schleimmassen durchziehend, diese vor zu raschem Auseinanderfließen bewahren.

Neben ihrer Hauptfunktion, die in einer gleichmäßigen Wasserversorgung und im Schutz gegen Austrocknen liegt, fungieren die oberflächlich gelegenen Quellschichten auch als Befestigungsmittel der Samen an und zwischen den Bodenteilchen.

C. Die Speichertracheiden[5]).

Eine besondere Art von wasserspeichernden Elementen charakterisiert sich durch den Mangel eines lebenden Plasmaschlauches, so daß aussteifende Membranverdickungen wie bei den Gefäßen und Tracheiden nötig werden. Ihre Füllung geschieht in der Weise, daß seitens der angrenzenden Wasserbahnen oder lebenden Parenchymzellen Wasser in sie hineingepreßt wird. Bei ihrer Entleerung sinken sie nicht zusammen, wie typisches Wassergewebe, sondern werden mit verdünnter Luft gefüllt. Sie erinnern daher in mehrfacher Hinsicht an typische Tracheiden, von denen sie sich aber durch ihre Funktion als wasserspeichernde Elemente und durch ihre damit im Zusammenhang stehende Weite und Größe, oft auch durch ihre mehr isodiametrische Form unterscheiden. Von Heinricher wurden sie deshalb als Speichertracheiden bezeichnet; J. Vesque nennt sie »reservoirs vasiformes«.

In einer Reihe von Fällen beschränkt sich das Vorkommen von Speichertracheiden auf die verbreiterten Endigungen der Leitbündel: die Endstationen des Wasserleitungssystems werden zu zahlreichen kleinen Wasserreservoiren erweitert (Fig. 160). Ihre mehr oder minder verholzten Membranen sind spiralfaserig, noch häufiger aber netzfaserig verdickt, oder mit zahlreichen, querspaltenförmigen Tüpfeln versehen. In phylogenetischer Hinsicht sind sie teils als kolbig oder selbst kugelig aufgetriebene Endtracheiden der Leitbündel selbst aufzufassen (z. B. bei Euphorbia biglandulosa, splendens, Myrsinites), teils stellen sie, wie Heinricher nachwies, umgewandelte Parenchymscheidenzellen bzw. Mesophyllzellen vor (Capparis spinosa, aegyptiaca u. a., Centaurea glomerata). Hieran schließen sich jene Fälle, in denen diese Metamorphose nicht nur an den Gefäßbündelenden eintritt, sondern im ganzen Längsverlauf der rand-

ständigen Blattnerven zu beobachten ist. So werden nach Heinricher bei Astrolobium repandum bloß einzelne, oder stellenweise auch zahlreiche Zellen der Leitparenchymscheiden in quergetüpfelte Speichertracheiden verwandelt, und zwar hauptsächlich auf der Hadromseite, in unmittelbarer Nachbarschaft der wasserleitenden Tracheiden. Ähnliches läßt sich bei verschiedenen Centaureaarten (C. scoparia, americana, senegalensis) beobachten. — In bezug auf ihre Verteilung im Blatt ist zu bemerken, daß hauptsächlich die Randnerven mit Speichertracheiden versehen sind.

Bei verschiedenen Pflanzen trockener, sonniger Standorte treten die Speichertracheiden ohne direkten Zusammenhang mit den Gefäßbündeln auf, und zwar entweder vereinzelt als Idioblasten, oder außerdem noch in zusammenhängenden Lagen zwischen Assimilationsparenchym und Epidermis. Letzteres ist z. B. bei Pleurothallis und Physosiphonarten der Fall. Auf dem Querschnitte des Blattes von Physosiphon Landsbergii tritt unter der oberen Epidermis zunächst ein aus zwei Zellagen bestehendes typisches Wassergewebe auf, dessen Wände mit spaltenförmigen Tüpfeln versehen sind (Fig. 161). Dann folgt eine Lage von großen, palisadenförmig gestreckten Speichertracheiden mit spiral-

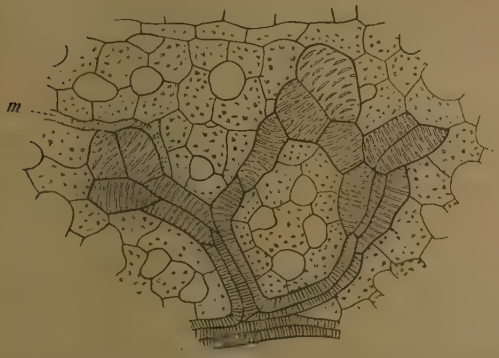


Fig. 160. Gefäßbündelenden mit Speichertracheiden im Laubblatt von Euphorbia splendens. *m* Milchröhrenzweig.

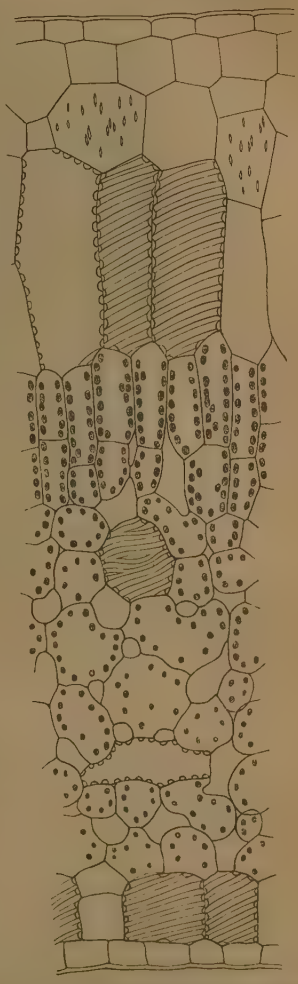


Fig. 161. Querschnitt durch ein Laubblatt von Physosiphon Landsbergii mit Wassergewebe und Speichertracheiden.

förmigen Verdickungsleisten, die an den Scheidewänden zweier benachbarter Tracheiden miteinander alternieren. Die Tracheidenschicht wird häufig von gleichfalls gestreckten Wassergewebszellen durchbrochen, die so wie jene bis zum Palisadengewebe reichen. Im Schwammparenchym kommen sehr häufig

isolierte isodiametrische oder quergestreckte Speichertracheiden vor; unter der unteren Epidermis bilden sie wieder eine zusammenhängende, häufig von Wassergewebszellen unterbrochene Lage[6]).

Häufiger treten die Speichertracheiden des Mesophylls bloß isoliert auf. So kommen nach Vesque in den nadelförmigen Blättern der zu den Tamariscineen gehörigen Gattung Reaumuria sowohl im Palisadengewebe wie im Schwammparenchym zahlreiche »reservoirs vasiformes« vor, die, wie schon ihre Gestalt erkennen läßt, als umgewandelte Palisaden- und Schwammparenchymzellen zu deuten sind. Bei verschiedenen epiphytischen Orchideen (Liparis filipes, Oncidiumarten) hat P. Krüger im Blattmesophyll und in den Knollen teils schlauchförmig gestreckte, teils isodiametrische Speichertracheiden mit meist spiralfaseriger Wandverdickung beobachtet. Auch die in Blatt und Stamm der Nepenthesarten auftretenden »Spiralzellen« sind nach Kny und Zimmermann nichts anderes, als schlauchförmige Wasserreservoire, die nach starker Transpiration mit sehr verdünnter Luft bzw. mit Wasserdampf gefüllt sind. Das gleiche gilt wohl von den mit Hoftüpfeln und unregelmäßigen Verdickungsfasern versehenen parenchymatischen Tracheiden, die Rothert im Mark von Cephalotaxus Koraiana beobachtet hat.

D. Interzellularräume als Wasserspeicher[7]).

In vegetativen Organen ist es ein seltener Ausnahmsfall, wenn die sonst der Durchlüftung dienenden Interzellularräume als Wasserreservoire verwendet werden. Von Schimper ist dies bei einer epiphytischen Aracee, Philodendron cannifolium, beobachtet worden, deren Laubblätter spindelförmig angeschwollene Stiele besitzen. Ihre großen Interzellularräume sind bei feuchtem Wetter bis auf kleine Luftblasen von schleimigem Wasser erfüllt. Bei eintretendem Wassermangel werden sie nach und nach entleert, wobei das aufgespeicherte Wasser, wie Schimper experimentell gezeigt hat, der transpirierenden Spreite zugute kommt.

Verhältnismäßig häufiger werden interzellularreiche Gewebeschichten der Frucht- und Samenschalen zur Wasserspeicherung herangezogen. So besteht z. B. nach Klebs das dicke, lufthaltige Gewebe, das bei Poterium spinosum den harten Kern der Frucht umgibt, aus sternförmigen Parenchymzellen mit großen Zwischenzellräumen, die sich bei Befeuchtung vollständig mit Wasser füllen; auch in die Zellumina dringt Wasser ein. Bei Adlumia cirrhosa fand Heinricher die innere Epidermis der Kapselwand zu einem großmaschigen Gitterwerk umgewandelt. Die Wandungen der Zellen sind verholzt und mit zahlreichen Tüpfeln versehen. Bei Wasserzutritt füllen sich sämtliche Areolen, d. h. die großen Interzellularen des Gitterwerkes, sowie auch die Zellumina mit Wasser.

III. Die Speicherung der Assimilationsprodukte.

A. Die Speicherstoffe.

1. Die stickstofflosen Speicherstoffe.

Die in den Speichergeweben abgelagerten stickstofflosen Verbindungen sind Kohlehydrate oder fette Öle. Die ersteren treten teils in fester Form auf, wie in den Stärkekörnern und Zellwandungen, teils im Zellsafte gelöst, wie die Zuckerarten und das Inulin.

Die Stärke[8]) besitzt in der Regel die Gestalt von rundlichen oder polyedrischen Körnchen, deren Größe zwischen den Grenzen der mikro- und makroskopischen Wahrnehmung schwankt. Die Form der einzelnen Stärkekörner ist sehr verschieden und für die betreffende Pflanzenart gewöhnlich auch charakteristisch. So besitzen die Stärkekörner der Erbsen, Bohnen und anderer Leguminosen eine ellipsoidische Form mit zentral gelagertem Kerne. Die Stärkekörner des Weizens und Roggens sind linsenförmig; jene der Kartoffelknollen eiförmig mit exzentrischem Kerne. Solch rundliche Formen besitzen aber die Stärkekörner nur dann, wenn sie sich frei und unbehindert entwickeln können. Sobald sie aber in so großer Zahl die Zellen ausfüllen, daß sie sich gegenseitig im Wachstum beengen, so nehmen sie polyedrische Gestalten an. Das Endosperm des Maises z. B. besitzt in seinem hornigen Teile bloß polyedrische Stärkekörnchen, in seinen mehligen Partien dagegen meist runde Körner. — Neben diesen einfachen Stärkekörnern gibt es aber häufig auch zusammengesetzte Körner, welche bei rundlichem Gesamtumriß aus zwei bis mehreren, ja selbst Hunderten von Teilkörnchen zusammengesetzt sind. Fast überall lassen sich zwischen den einfachen Stärkekörnern vereinzelt auch zusammengesetzte auffinden; so z. B. in der Kartoffel, im Weizenkorn usw. Nicht selten sind aber umgekehrt die zusammengesetzten Formen typisch und die einfachen bloß vereinzelt. Dies ist z. B. im Endosperm des Hafers und des Reises der Fall. Die zusammengesetzten Körner sind entweder ganz oder nur halb zusammengesetzt. Im ersteren Falle sind die Trennungsflächen zwischen den Teilkörnchen vollständig bis zum Rand ausgebildet; im letzteren Falle werden die Teilkörnchen noch von einem gemeinschaftlichen Schichtenkomplex umschlossen.

Am chemischen Aufbau des Stärkekorns sind abgesehen vom Wassergehalt und von einer geringen Menge von mineralischen Einlagerungen, verschiedene Kohlehydrate von der Formel $(C_6H_{10}O_5)n$ beteiligt. Nach der Auffassung Nägelis besteht jedes Stärkekorn aus der an Masse weitaus überwiegenden Granulose, welche nach Zusatz von Jodlösung die bekannte Blaufärbung der Stärke zeigt, und aus Stärkezellulose, die nach Lösung der Granulose durch Speichel und verdünnte Mineralsäuren als zartes, substanzarmes Skelett übrigbleibt. Von Arthur Meyer wird die eigentliche Stärkesubstanz, aus der die meisten Stärkekörner allein bestehen, als Amylose bezeichnet; er unterscheidet zwei Modifikationen derselben, die β-Amylose, welche bei 100° mit Wasser flüssig wird, und die α-Amylose, die sich bei gleicher Temperatur mit Wasser

nicht verflüssigt. Die erstere entspricht Nägelis Granulose, die letztere der Stärkezellulose. Betreffs der Substanz, aus der die Speichel- und Säureskelette der Stärkekörner bestehen, sind die Ansichten noch geteilt. — Die Stärkekörner des Klebreises (Oryza sativa var. glutinosa) und der Klebhirse (Sorghum vulgare glutinosum) nehmen mit Jodlösung keine blaue, sondern eine weinrote Färbung an. Nach A. Meyer sollen diese Stärkekörner vorwiegend aus Amylodextrin, einem Umwandlungsprodukt der Amylose, bestehen, während Bütschli annimmt, daß hier ein besonderes stärkeähnliches Kohlehydrat vorliegt, das er als Amyloerythrin bezeichnet.

Hinsichtlich des physikalischen Aufbaues des Stärkekorns ist zunächst zu erwähnen, daß die Stärkesubstanz in meist zahlreichen Schichten das zentral oder exzentrisch gelagerte Bildungszentrum, den Kern, umgibt. An einem vollständig intakten Stärkekorn sind die Schichten auch bei exzentrischer Lage des Kernes ringsum stets geschlossen. Wenn sie sich am Rand auskeilen, so hat vorher eine partielle Lösung des Stärkekorns von seiner Peripherie her stattgefunden. — Die Schichtung des Korns kommt, wie zuerst Nägeli erkannt hat, durch die abwechselnd verschiedene Dichte der aufeinander folgenden Schichten zustande; substanzreichere Schichten wechseln mit substanzärmeren Schichten ab. Erstere sind wasserärmer, letztere wasserreicher.

In bezug auf die feinere Struktur der Stärkekörner gehen die Ansichten noch weit auseinander. Die Mehrzahl der Forscher nimmt mit A. F. W. Schimper und Arthur Meyer an, daß die Stärkekörner als kristallinische Gebilde, und zwar als Sphärokristalle (Sphärite) aufzufassen sind, die einen radialfaserigen Bau besitzen, d. h. aus überaus feinen, radial angeordneten Kristallnadeln (Trichiten) bestehen. Die Schichtung des Stärkekorns soll mithin nach A. Meyer der Ausdruck für die verschiedene Dicke und Anzahl der mehr oder minder reich verzweigten Trichite in den aufeinander folgenden Schichten sein. Dieser abwechselnd lockere und dichtere Bau der einzelnen Schichten wird dann als Folge von periodischen Änderungen in den Ernährungsverhältnissen des wachsenden Korns aufgefaßt: wenn das Chromatophor bzw. der Stärkebildner, worin das Korn entsteht, infolge reichlicher Zuckerzufuhr auch reichlich Stärkesubstanz bildet, so wird dem wachsenden Korn eine relativ dichte Schicht aufgelagert; anderenfalls entsteht eine lockere Schicht. Als A. Meyer in ausgehungerten Stecklingen von Pellionia Daveauana, welche dann wieder stärker belichtet wurden, die Zahl der an den teilweise gelösten Stärkekörnern auftretenden neuen Schichten beobachtete, glaubte er feststellen zu können, daß jedem Tag eine dicke dichte, jeder Nacht eine dünne lockere Schicht entsprach. Ob dies richtig ist, bleibt einstweilen dahingestellt. — Gegen die Auffassung Meyers hat sich in neuerer Zeit Hugo Fischer ausgesprochen. Er bezweifelt den Aufbau des Stärkekorns aus »Trichiten« und nimmt in den wasserreicheren Schichten radial gestellte, wasserführende Spalten an, die beim Austrocknen des Korns durch Zusammenziehung verschwinden. — Bütschli endlich schreibt den Stärkekörnern gleich dem Protoplasma eine wabige Struktur zu.

Die Entstehung der Stärkekörner ist, wie namentlich Schimper gezeigt hat, wohl ausnahmslos an das Vorhandensein von Chromatophoren gebunden; in Speichergeweben sind es hauptsächlich Leukoplasten, die als »Stärkebildner«

fungieren. Jedes Stärkekorn entsteht und wächst im Innern des Chromatophors. Ob es zeitlebens von seiner Substanz vollkommen umhüllt wird, wie A. Meyer annimmt, läßt sich nicht mit Sicherheit entscheiden. Jedenfalls macht es oft den Eindruck, als würde ein Teil des Stärkekorns aus dem Chromatophor frei hervorragen. Von der Lagerung des wachsenden Stärkekorns im Chromatophor, bzw. der gleichen oder verschiedenen Dicke der das Korn umhüllenden Chromatophorensubstanz ist, wie Schimper gezeigt hat, die Gestalt und die Schichtung des Stärkekorns abhängig. Wenn dieses im Zentrum des kugelförmigen Stärkebildners entsteht, so kommt den allseits gleichmäßigen Wachstumsbedingungen entsprechend ein zentrisch geschichtetes Korn zustande. Sobald aber das Stärkekorn unter der Oberfläche des Stärkebildners entsteht, so daß die Chromatophorensubstanz eine ungleich dicke Umhüllung des Korns bildet, so wird sein Bildungszentrum infolge des einseitig geförderten Dickenwachstums der Schichten nach außen gedrängt und nimmt im ausgebildeten Korn eine exzentrische Lage ein; das Korn ist exzentrisch geschichtet. —

Auf die künstliche Verquellung der Stärkekörner in Wasser von 60—70° C, durch Kali- und Natronlauge usw. ist hier nicht näher einzugehen. Wohl aber ist ihr natürlicher Auflösungsprozeß bei der Entleerung der Speichergewebe und überhaupt bei der Translozierung der Stärke etwas näher ins Auge zu fassen. Es handelt sich hierbei um einen durch ein Enzym, die Diastase, bewirkten Spaltungsprozeß, wobei die Stärkesubstanz zuerst in Amylodextrin, und dieses späterhin in Dextrin, Isomaltose und schließlich in Maltose gespalten, bzw. umgewandelt wird. Die morphologischen Veränderungen, welche die Stärkekörner dabei erleiden, sind bei verschiedenen Pflanzen ungleich. In der treibenden Kartoffelknolle, in den Zwiebelschuppen von Lilium candidum u. a. werden die großen exzentrisch geschichteten Stärkekörner allmählich von außen nach innen gelöst. Die Abschmelzung der Stärkesubstanz erfolgt aber nicht nach dem Schichtenverlaufe, sondern ringsum zunächst mit annähernd gleicher Intensität; dadurch werden im dickeren Ende des Korns die einzelnen Schichten seitlich geöffnet; die minder dichten werden dann vom Enzym stärker angegriffen, und so geht hier unter Bildung ringförmiger Rinnen die Auflösung rascher vor sich, als am schmaleren Ende des Korns. Dieses nimmt allmählich eine stabförmige, mit zahlreichen Einschnürungen versehene Gestalt an. Bei den Stärkekörnern der Bohne und anderer Leguminosen, die mit radialen Rissen versehen sind, erfolgt so lange eine periphere Abschmelzung, bis die Risse geöffnet sind; nun dringt die Diastase in diese ein, erweitert sie und löst alsbald auch die minder dichten Innenpartien des Korns. Im Endosperm des Maises, der Gerste, des Roggens und anderer Gramineen erfolgt die Lösung der Stärkekörner von außen nach innen, allein nicht gleichmäßig im ganzen Umfange des Korns, sondern zunächst bloß an einzelnen Stellen. Es kommen Löcher und miteinander kommunizierende Gänge zustande, bis schließlich das Korn zerbröckelt und nun auch die kleinen Stückchen gelöst werden. Die Korrosionskanäle sind nicht überall gleich weit; ihre Konturen erscheinen vielmehr im optischen Längsschnitte gekerbt, was daher rührt, daß der Porenkanal dort, wo er dichtere Schichten durchdringt, etwas enger, wo er weniger dichte Schichten durchquert, dagegen weiter ist. Die letzteren werden eben von der Diastase rascher angegriffen, als die ersteren.

Schon oben wurde erwähnt, daß stickstofflose Reservestoffe, Kohlehydrate, auch in Form sehr stark verdickter Zellwände gespeichert werden[9]). Infolgedessen erhält das betreffende Gewebe oft eine hornige, selbst beinharte Beschaffenheit; die Bezeichnung »vegetabilisches Elfenbein« für das Endosperm des Samens von Phytelephas macrocarpa ist hinreichend bekannt. Auch das Endosperm verschiedener Palmen (z. B. der Dattelpalme), zahlreicher Liliaceen (Ornithogalum, Fritillaria), Irideen und anderer Monokotylen ist an dieser Stelle zu erwähnen. Bei verschiedenen Leguminosen fungieren bald schleimig verdickte Endospermzellwände, bald die verdickten Membranen der Keimblätter als Reservestoff. Letzteres ist auch bei Impatiens Balsamina, Paeonia officinalis und Tropaeolumarten der Fall. Endlich sind hier, wie Schaar gezeigt hat, auch die Knospenschuppen von Fraxinus excelsior zu erwähnen, welche als dickwandige Reservestoffbehälter für die austreibenden Sprosse dienen.

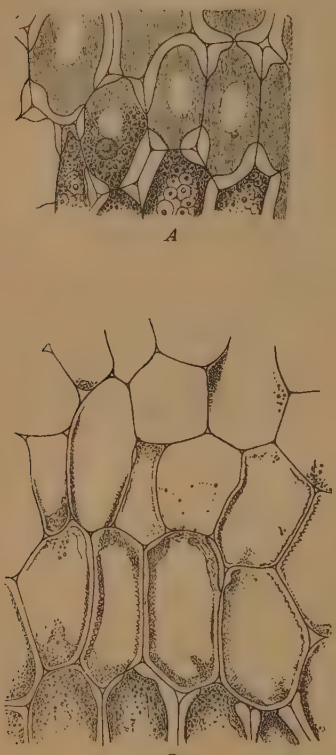


Fig. 162. Speichergewebe der Kotylen von Impatiens Balsamina: *A* aus dem ruhenden Samen, *B* aus dem keimenden Samen; die aus Amyloid bestehenden Verdickungsschichten der Zellwände sind bereits teilweise gelöst. (Nach Reiss.) (Frank, Lehrbuch.)

Ihrer chemischen Beschaffenheit nach gehören die in den verdickten Zellwänden gespeicherten Kohlehydrate, die man zusammenfassend als Reservezellulose zu bezeichnen pflegt, nach E. Schulze zu den Hemizellulosen, die durch ihre verhältnismäßig leichte Spaltbarkeit gekennzeichnet sind. Hauptsächlich sind es Mannane und Galactane, die gespeichert werden. Erstere kommen namentlich in Palmensamen, letztere in vielen Leguminosensamen vor. Reservezellulosen, die sich wie Stärke mit Jod direkt blau färben, werden als Amyloid bezeichnet (Impatiens Balsamina, Tropaeolum majus, viele Primulaceen). — Mit den soeben genannten ist aber die Anzahl der hierhergehörigen Kohlehydrate sicher noch nicht erschöpft. Wahrscheinlich treten sie in den Zellwandverdickungen als Gemenge, vielleicht auch als Verbindungen höherer Ordnung auf.

Die Auflösung dieser verdickten Zellwände bei der Keimung erfolgt gleichfalls auf Grund enzymatischer Einwirkung und zum Teil in ähnlicher Weise, wie jene der Stärkekörner. Bei Impatiens Balsamina findet nach Heinricher ein allmähliches Abschmelzen der Verdickungen statt, wobei aber die Auflösung

in ein und derselben Zelle sehr ungleich rasch erfolgen kann (Fig. 162 *B*). Die Mittellamellen bleiben ganz intakt und repräsentieren schließlich die zarten Zellwände des Chlorophyllparenchyms, in das sich das entleerte Speichergewebe der Keimblätter umwandelt. In anderen Fällen (Tetragonolobus, Lupinus, Goodia latifolia u. a.) tritt nach Nadelmann in den aufzulösenden Zellwandschichten eine radiale Streifung auf, worauf dann keilförmige Risse entstehen, die durch Korrosion erweitert werden. Früher oder später beginnt die meist sehr ungleichmäßige Abschmelzung der Verdickungsschichten. Die Mittellamellen bleiben in der Regel ungelöst zurück.

Von den im Zellsaft gelösten Kohlehydraten sind zunächst die verschiedenen Zuckerarten zu nennen. So wird im Speichergewebe der Runkelrübe gegen Schluß des ersten Vegetationsjahres Rohrzucker (Saccharose) angehäuft, und in den saftigen Schuppen der Küchenzwiebel findet sich ein Gemisch von Traubenzucker (Dextrose) und anderen Zuckerarten vor. In geringeren Mengen enthalten übrigens die meisten Reservestoffbehälter Zucker. — Unter den anderen löslichen Kohlehydraten, welche gespeichert werden, ist vor allen das bei den Compositen so häufige Inulin[10]) zu erwähnen; in den Knollen von Dahlia variabilis, Helianthus annuus, Inula Helenium tritt es in sehr konzentrierter Lösung auf und gewährt hier den Anschein eines dünnen, hellgelblichen Öles. Wenn man einen frischen Schnitt aus einer inulinhaltigen Knolle in Alkohol taucht, so wird das Inulin in Form eines sehr feinkörnigen Niederschlages ausgefällt. Läßt man dagegen die Knollen selbst durch längere Zeit in Alkohol liegen, so entstehen, wie Sachs gezeigt hat, infolge des langsamen Eindringens des Alkohols größere Sphärokristalle aus Inulin, die zusammenhängende Gruppen bilden und oftmals ganze Zellkomplexe umfassen. — Andere Kohlehydrate aus der Fruktosereihe (Triticin, Graminin, Scillin, Irisin u. a.) sind bei verschiedenen Monokotylen gefunden worden.

Die als Reservestoff aufgespeicherten Fette sind, so wie die Pflanzenfette überhaupt, in chemischer Hinsicht sogenannte Glyzeride, das sind Verbindungen von Fettsäuren (Palmitin-, Stearin- und Ölsäure) mit Glyzerin. Bei gewöhnlicher Temperatur ist die Mehrzahl der Pflanzenfette flüssig (fette Öle). Seltener besitzen sie bei gewöhnlicher Temperatur die Konsistenz des Talges oder der Butter; hierher gehört z. B. das Fett der Kakaobohne, der Muskatnuß. In Äther, Schwefelkohlenstoff, Benzin sind die Pflanzenfette leicht löslich; das Öl der Rizinussamen wird selbst von kaltem Alkohol vollständig gelöst. — Die natürlichen Fette sind niemals chemisch reine Substanzen; sehr häufig enthalten sie freie Fettsäuren, bisweilen auch Farbstoffe (Palmfett) oder Cholesterin (Oliven- und Mandelöl).

In den Zellen des Speichersystems treten die Pflanzenfette, sobald sie nicht in großer Quantität vorhanden sind, als kleine Tropfen oder runde Ballen im Protoplasma auf. In fettreichen Samen dagegen ist das Öl nicht nur in feiner Verteilung im Plasma vorhanden; zum größten Teil füllt es hier die Zwischenräume zwischen dem zarten plasmatischen Netzwerk und den später zu beschreibenden Aleuronkörnern aus.

2. Die stickstoffhaltigen Speicherstoffe.

Als stickstoffhaltige Speicherstoffe kommen fast ausschließlich Amide und Eiweißstoffe[11]) in Betracht. Unter den ersteren ist hauptsächlich das Asparagin zu nennen, ferner auch Glutamin, Leucin, Tyrosin u. a.; als Reserveeiweißstoffe treten hauptsächlich Globuline, Vitelline, Albumosen, ferner Nucleoproteine und Kleberproteinstoffe au.

In saftigen Speicherorganen, wie so vielen Knollen, Zwiebeln, Rhizomen, sind die stickstoffhaltigen Reservestoffe hauptsächlich im Zellsaft gelöst[12]). Wenn man z. B. einen nicht zu dünnen Schnitt durch eine reife Kartoffelknolle mit Alkohol behandelt, so entsteht im Zellsaft der stärkehaltigen Speicherzellen ein dichter, feinkörniger Niederschlag, der den Reaktionen zufolge teils aus Amiden (hauptsächlich Asparagin), teils aus Eiweißstoffen besteht. In der reifen Kartoffel beträgt der Amidstickstoff 30—47% des Gesamtstickstoffs, also einen sehr beträchtlichen Bruchteil. Ein mit Alkohol behandelter Schnitt durch eine Zwiebelschuppe von Allium Cepa läßt im Zellsafte gewöhnlich nur einen substanzarmen flockig-körnigen Niederschlag erscheinen; bloß die an die Leptomteile der Gefäßbündel angrenzenden parenchymatischen Speicherzellen sind von dem Niederschlage, der wohl hauptsächlich aus Eiweißstoffen besteht, dicht erfüllt; man kann hier demnach geradezu von einer »Eiweißscheide« sprechen. In der Rübe wird der Amidstickstoff vorwiegend in der Form von Glutamin gespeichert, neben dem unter anderem auch noch Betain vorhanden ist. Überhaupt wird in saftigen Reservestoffbehältern ein beträchtlicher, zuweilen sogar der größere Teil des Stickstoffs in Form von löslichen Amiden deponiert.

In trockenen Speicherorganen, den Samen und Früchten dagegen, treten die Reserveeiweißstoffe so sehr in den Vordergrund, daß gewöhnlich nur 2 bis 10% des Gesamtstickstoffes auf Nichtproteinstoffe entfallen. Die Eiweißsubstanzen nehmen in solchen Speichergeweben bestimmte Formen an, die ausschließlich für ihren Ruhestand charakteristisch sind.

Die auffälligste dieser Formen ist die der sog. Kristalloide[13]). Man hat es in diesen Gebilden zweifelsohne mit wirklichen Eiweißkristallen zu tun, die in allen entscheidenden Punkten den echten Kristallen vollkommen gleichen. Der einzige Unterschied besteht darin, daß die Kristalloide quellbar sind. Nach den Untersuchungen Schimpers gehören sämtliche Eiweißkristalle zwei Systemen an: dem regulären, wie z. B. die würfelförmigen Kristalloide unter dem Periderm der Kartoffel, oder dem hexagonalen System, wie die rhomboedrischen Formen im Endosperm von Bertholletia excelsa. Wiewohl die Kristalloide hauptsächlich in trockenen Speichergeweben als Einschlüsse der später zu besprechenden Aleuronkörner vorkommen, so kann man sie doch auch nicht selten in saftigen Reservestoffbehältern, z. B. in der Kartoffel, ja selbst in lebenstätigen Geweben von anderer Funktion beobachten. Sehr verbreitet sind sie nach den Untersuchungen von A. Zimmermann u. a. in den Zellkernen der Oleaceen, Scrophulariaceen, Bignoniaceen und der Pteridophyten; ihr häufiges Vorkommen in Chromatophoren ist schon früher erwähnt worden. Auch frei im Cytoplasma liegende Kristalloide kommen, zumal in der Epidermis und im Assimila-

tionsgewebe, nicht selten vor. Es braucht dies nicht zu befremden, da ja jede lebende Zelle für ihren speziellen Bedarf zeitweilig plastische Baustoffe ansammeln kann. Daß auch die in anderen Geweben als dem Speichersystem auftretenden Proteinkristalloide als Reservesubstanz fungieren, geht unter anderem aus den Untersuchungen Stocks hervor, der in absterbenden Blättern eine Auflösung der Kristalloide beobachtet hat und ebenso bei der Kultur der betreffenden Pflanzen in stickstoffarmen Nährlösungen die Kristalloide verschwinden sah.

Die zweite charakteristische Form der Reserveeiweißsubstanzen ist die der Protein- oder Aleuronkörner[14]). Es sind dies rundlich-körnige Gebilde, deren Grundsubstanz in Wasser meist löslich ist und nach Tschirch und Kritzler hauptsächlich aus Globulinen besteht. In stärkehaltigen Samen sind die Proteinkörner meist sehr klein und füllen dichtgedrängt die Zwischenräume zwischen den Stärkekörnern und dem Plasmanetz aus. In fettreichen Samen sind die Aleuronkörner gewöhnlich größer und häufig mit verschiedenartigen Einschlüssen versehen. Als solche findet man Kristalle aus oxalsaurem Kalk, ferner rundliche oder traubenförmige Körperchen, die sogenannten Globoide, die nach Pfeffer aus einer Verbindung von Kalk und Magnesia mit einer gepaarten Phosphorsäure, sowie auch aus organischer Substanz bestehen, und häufig endlich umschließt die amorphe Grundsubstanz des Aleuronkorns ein oder mehrere Kristalloide (Fig. 163), die nach Auflösung der ersteren in Wasser deutlich sichtbar werden (Ricinus communis und die Euphorbiaceen überhaupt).

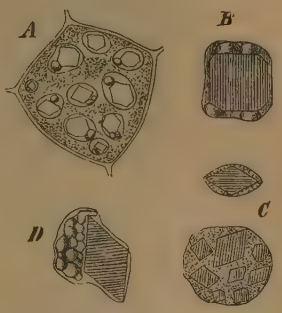


Fig. 163. *A* Zelle aus dem Endosperm von Ricinus communis mit Proteinkörnern nach Behandlung mit sublimathaltigem Alkohol. Vergr. 400. *B* einzelnes Proteinkorn aus dem Endosperm von Ricinus mit einem Kristalloid und vier Globoiden. Vergr. 800. *C* Proteinkörner von Elaeis guyanensis, in Öl liegend. Vergr. 500. *D* Proteinkorn aus einem Keimblatt von Bertholletia excelsa nach Behandlung mit sublimathaltigem Alkohol, in Wasser liegend. Vergr. 500. (Nach Pfeffer.)

Nach Wakker und Werminski gehen die Aleuronkörner aus eiweißreichen Vakuolen hervor, die bei der Samenreife eintrocknen. Bei der Keimung verwandeln sie sich unter Wasseraufnahme in Vakuolen zurück, die später zu einem einzigen Zellsaftraum verschmelzen.

Inwieweit auch noch andere im Pflanzenreiche verbreitete Verbindungen, wie z. B. die Glukoside und Gerbstoffe, als plastische Reservesubstanzen fungieren, ist eine hauptsächlich ernährungsphysiologische Frage, auf die hier nicht näher einzugehen ist.

B. Die Speichergewebe.

1. Speichergewebe für plastische Baustoffe.

In den zur Aufnahme der plastischen Baustoffe bestimmten Geweben werden stickstofflose und stickstoffhaltige Verbindungen in den verschiedenartigsten Kombinationen und Maßverhältnissen gespeichert. Im allgemeinen läßt sich

hierüber nur sagen, daß die Menge der stickstofflosen Reservestoffe gewöhnlich vorwiegt, und daß sich sowohl die Kohlehydrate untereinander vertreten können, wie auch andererseits statt ihrer häufig verschiedene Fette zur Speicherung gelangen.

Die ernährungsphysiologische Gleichwertigkeit der verschiedenen Kohlehydrate und Fette, bei der wir noch etwas länger verweilen müssen, ergibt sich nicht nur aus den Stoffmetamorphosen beim Keimungsprozeß; sie geht vielmehr schon aus der vergleichenden Anatomie der Speichergewebe hervor. Man kann nämlich häufig genug beobachten, daß in den verschiedenen Reservestoffbehältern derselben Pflanze, oder in den gleichen Speichergeweben von nahe verwandten Pflanzenformen bald dieser, bald jener stickstofflose Reservestoff aufgespeichert wird. So enthalten z. B. die Kartoffeln Stärke, die Dahliaknollen Inulin, die Runkelrüben Rohrzucker, wogegen die Samen der beiden erstgenannten Pflanzen Öl enthalten und die Samen der Runkelrübe Stärke führen. Die Früchte der meisten Gräser sind stärkehaltig; in einzelnen Ausnahmsfällen (Alopecurus pratensis, Dactylis glomerata, Koeleria cristata u. a.) wird aber die Stärke durch fettes Öl vertreten. In den Keimblättern von Impatiens Balsamina wird Amyloid in Form von mächtigen Zellwandverdickungen gespeichert, bei den übrigen Impatiensarten sind die Kotylen zartwandig, das Amyloid wird durch fettes Öl ersetzt. Und während in den Schuppen der Küchenzwiebel Glukose enthalten ist, wird in den Zwiebeln der Tulpe und anderer Liliaceen statt Zucker Stärke gespeichert. —

Obgleich sich nun Stärke und Fett in ernährungsphysiologischer Hinsicht vollkommen vertreten können, so bietet doch im Hinblick auf ganz bestimmte biologische Verhältnisse bald diese bald jene Substanz größere Vorteile.

Die Fette sind bei weitem kohlenstoffreichere Verbindungen, als die Kohlehydrate, beziehungsweise die Stärke. So enthält das Triolein, in Prozenten ausgedrückt, 77,4 Gewichtsteile Kohlenstoff, die Stärke dagegen bloß 44,4 Gewichtsteile. Da das spezifische Gewicht der Stärke 1,56 beträgt und das der Fette bloß 0,91—0,96, so enthält ein bestimmtes Volumen Stärke allerdings ungefähr ebensoviel Kohlenstoff als das gleiche Volumen Fett, allein die erstere ist dabei ungefähr 1,7mal so schwer als letzteres. Das Fett repräsentiert demnach einen viel »konzentrierteren«, beziehungsweise bei gleichem Volumen und Nährwert viel leichteren Baustoff, als die Stärke. Wenn wir nun sehen, daß in den Samen als stickstoffloser Reservestoff viel häufiger Fett als Stärke gespeichert wird, so liegt die Annahme nahe, daß hiermit unter anderem eine Verringerung des Gewichtes der Samen bezweckt wird, wodurch ihre Verbreitungsfähigkeit natürlich gewinnen muß. Insbesondere gilt dies von den mit Flugorganen versehenen Samen und Früchten, die mit verhältnismäßig wenigen Ausnahmen ölhaltig sind. Wenn wir dann andererseits finden, daß die Samen der meisten Wassergewächse (Potamogeton, Myriophyllum, Trapa, Alisma, Hippuris, Nymphaea u. a.) nicht Öl, sondern Stärke enthalten, und hierdurch ein großes spezifisches Gewicht erlangen, so läßt sich auch dies als ökologisch vorteilhaft deuten. Die Verbreitung der Samen von Wassergewächsen geschieht in der Regel vermittels entsprechender Schwimmapparate, die von weiten luftführenden Zellen der Samenhülle gebildet werden. Ist die Verbreitung erfolgt, und hat sich der Schwimmapparat allmählich vollgesogen, dann wird der Same

um so sicherer den Grund des Gewässers erreichen und auf diesem bis zur Keimung verharren, je größer sein spezifisches Gewicht ist. — Die großen, umfangreichen Reservestoffbehälter, wie Knollen, Zwiebeln, Rhizome und große Samen (edle und Roßkastanien, Eicheln, Bohnen), enthalten in der Regel gleichfalls Stärke oder ein anderes Kohlehydrat als stickstofflosen Reservestoff, und nicht ein fettes Öl. Der Grund hiervon scheint chemisch-physiologischer Natur zu sein. Bei der Keimung von ölhaltigen Samen wird nämlich ein viel größeres Quantum von Sauerstoff absorbiert, als bei der Keimung von stärkeführenden Samen und Früchten. Denn nicht nur zur Atmung wird Sauerstoff verbraucht; eine beträchtliche Menge dieses Gases wird auch zur Oxydation des Fettes verwendet, welches, um transloziert zu werden, zunächst in die sauerstoffreichere Stärke sich umwandeln muß. Da nun das Durchlüftungssystem in allen Speichergeweben nur eine höchst spärliche Ausbildung erfährt, so muß der Sauerstoff großenteils von Zelle zu Zelle ins Innere des Speichergewebes hineindiffundieren; je größere Sauerstoffmengen in gleicher Zeit vom Speichersystem bei der Keimung beansprucht werden, desto schwieriger wird natürlich die Diffusion bis in größere Tiefen hinein erfolgen. Große ölhaltige Reservestoffbehälter würden sich demnach zu schwer und langsam mit den zur Keimung nötigen Sauerstoffmengen versorgen können; dies fällt um so mehr ins Gewicht, als gerade die Knollen, Rhizome und Zwiebeln bestimmt sind, nach dem Wiedererwachen der Vegetation in kürzester Frist neue Laub- und Blütensprosse zu bilden.

Wir haben bereits gehört, daß unter den Kohlehydraten Stärke und zelluloseartige Verbindungen die häufigsten Reservestoffe sind. Die gegenseitige Stellvertretung dieser Substanzen hängt gleichfalls mit den biologischen Verhältnissen der keimenden Samen zusammen. Im allgemeinen enthalten rasch keimende Samen Stärke, — mag nun diese bereits im ruhenden Samenkorn vorhanden gewesen oder erst bei der Keimung aus Fett entstanden sein. Wenn die Stärke im Endosperm gespeichert wird, so ist es Regel, daß der Keimling dem Endospermgewebe seitlich anliegt oder nur teilweise von ihm umschlossen wird. Das bekannteste Beispiel in dieser Hinsicht bilden die Gramineen; ferner sind hier die Caryophylleen, Portulacaceen, Polygoneen, Chenopodieen u. a. zu nennen. Diese seitliche, exponierte Lage des Keimlings, wodurch er befähigt wird, auf den leisesten Anstoß von außen zu reagieren, scheint wie der Stärkegehalt des Endosperms eine Einrichtung zu sein, die den Keimungsprozeß beschleunigen hilft. Sehr langsam keimende Samen hingegen, deren Speichergewebe vom Keimling nur ganz allmählich entleert werden, besitzen häufig ein Endosperm mit stark verdickten Wandungen; überdies wird in diesen Fällen der Keimling rings vom Endosperm umschlossen. Die Vorteile der eben genannten Form der Speicherung sind unschwer einzusehen. Die verdickten Zellwände bieten den lösenden Fermenten eine viel geringere Angriffsfläche dar, als die zahlreichen Stärkekörner; der ganze Keimungsprozeß kann demnach unbeschadet der ferneren Entwickelung viel leichter sistiert werden, und die Reservestoffbehälter unterliegen trotz des monatelangen Verweilens im Boden viel weniger leicht der Verderbnis und den Angriffen der Insekten und anderer Tiere. Es dürfte, kurz gesagt, nicht zu bezweifeln sein, daß bei langsamer, oft unterbrochener Keimung die in Form von verdickten Zellwänden gespeicherten Kohlehydrate einen geeigneteren Reservestoff vorstellen, als die Stärke.

Aus der verschiedenartigen Kombination und Speicherung der plastischen Baustoffe ergibt sich die Aufstellung mehrerer Typen der betreffenden Speichergewebe, die in folgender Weise übersichtlich aneinandergereiht werden können:

A. Die Speicherung aller Reservestoffe erfolgt in ein und demselben Gewebe; und zwar

I. bloß im Lumen der Zellen; dabei kommt es zu folgenden Kombinationen:

1. Stickstoffhaltige Reservestoffe: im Zellsaft gelöste Amide und Eiweißsubstanzen; stickstofflose Reservestoffe: im Zellsaft gelöster Zucker (Runkelrübe, Küchenzwiebel).
2. Im Zellsaft gelöste Amide und Eiweißsubstanzen — Stärke (Kartoffelknolle, viele Rhizome).
3. Proteinkörner — Stärke (Kotylen der Bohne, Erbse, Linse).
4. Proteinkörner — fettes Öl (Endosperm von Ricinus, Kotylen von Soja).

II. Die Speicherung erfolgt teils im Lumen, teils in den Wänden der Zellen.

5. Proteinkörner — fettes Öl im Lumen; Reservezellulose in Form verdickter Zellwände (Endosperm von Phytelephas macrocarpa, Phoenix dactylifera, Coffea arabica, Ceratonia siliqua, Keimblätter von Impatiens Balsamina).

B. Die Speicherung der Reservestoffe erfolgt in zwei Gewebearten.

6. Ein Teil der stickstofflosen Reservestoffe wird in den verdickten Wänden von »Schleimendospermen« gespeichert, deren Zelllumina auf einen schmalen Spalt reduziert sind und keine nennenswerten Mengen von Reservestoffen enthalten. Ein anderer Teil der stickstofflosen Substanzen wird in Form von fettem Öl und eventuell auch Stärke nebst den Proteinkörnern im Gewebe der Kotyledonen abgelagert (Trigonella Foenum graecum, Trifolium pratense, Medicago).

Bei vielen Pflanzen ist die äußerste Zellschicht des Endosperms ganz abweichend ausgebildet: sie besteht aus meist kurzen prismatischen Zellen, deren Wände nur mäßig verdickt oder dünnwandig sind, und deren Inhalt, abgesehen von einem substanzarmen Plasmakörper, auch dann nur aus Proteinkörnern und fettem Öl besteht, wenn im übrigen Teil des Endosperms Kohlehydrate in Form von Stärke oder von Zellwandverdickungen gespeichert sind. Bei den Gräsern, wo diese als Kleberschicht bezeichnete Zellage besonders schön entwickelt ist, gehört sie, wie von mir gezeigt worden ist, gar nicht dem Speichersystem an; sie entwickelt sich vielmehr zur Zeit der Keimung zu einem Diastase ausscheidenden Drüsengewebe. Fernere Untersuchungen müssen lehren, ob auch bei anderen Pflanzen, wie z. B. den Leguminosen, die Kleberzellen als enzymausscheidende Drüsenzellen fungieren oder ob sich in ihrer Differenzierung nur eine Arbeitsteilung des Speichersystems ausspricht.

In der Aufeinanderfolge der vorstehend aufgezählten Typen zeigt sich sehr schön, wie auch bei der Ausbildung des Speichersystems eine allmähliche Vervollkommnung und immer mehr zunehmende Arbeitsteilung sich geltend macht. Beim 1. Typus unterscheiden sich die Zellen des Speichergewebes in morpho-

logischer Hinsicht noch gar nicht von lebenstätigen Zellen. Im 2. Typus vereinigen sich sozusagen die Merkmale aktiver und ruhender Elementarorgane. Im 3. und 4. Typus sind dann bereits sämtliche plastischen Baustoffe in den für den Ruhezustand bezeichnenden Formen abgelagert. Bisher fand die Speicherung sämtlicher Stoffe bloß in ein und demselben Gewebe und nur im Lumen der Zellen statt. In den zwei letzten Typen erfolgt nun eine räumliche Trennung der Reservestoffe; die Eiweißsubstanzen sondern sich wenigstens teilweise von den stickstofflosen Reservestoffen. Im 5. Typus beschränkt sich diese Sonderung noch auf die einzelne Zelle, während sich im 6. Typus sogar zwei ganz verschiedene Gewebe ausbilden. Es ist begreiflich, daß diese sechs Typen durch mancherlei Übergänge miteinander verbunden sind.

Wir haben jetzt noch den Wandungen, der Form und der Anordnung der Speicherzellen unsere Aufmerksamkeit zu schenken.

In den stärkeführenden Speichergeweben sind die Zellwände bisweilen sehr zart und in diesem Falle durchweg ungetüpfelt (Endosperm der Gräser, Zwiebelschuppen von Oxalis esculenta). Schon bei schwacher Verdickung der Zellwände stellen sich aber behufs leichterer Füllung und Entleerung des Speichergewebes zahlreiche Tüpfel ein, die in den Kotylen der Eichel sehr klein, in den Keimblättern der Roßkastanie, der Bohne und anderer Leguminosen dagegen von ziemlicher Größe sind. Wenn die stickstofflosen Reservestoffe als fette Öle abgelagert werden, so sind die Wandungen der Speicherzellen meist zart und ungetüpfelt. Bei der Aufspeicherung von Reservezellulose, bzw. Amyloid sind die sekundär abgelagerten Verdickungsmassen der Zellwände bald vollkommen homogen, von dem stärker lichtbrechenden Grenzhäutchen abgesehen (Endosperm von Ornithogalum umbellatum, Phytelephas macrocarpa), bald sehr deutlich geschichtet, wie im Endosperm von Fritillaria imperialis (Fig. 165 *C*). Selbstverständlich werden die verdickten Zellwände von zahlreichen Tüpfelkanälen durchsetzt, die meist von ziemlicher Weite sind und sich überdies häufig an ihrer Basis trichterförmig erweitern (Fig. 165 *D*). So wird die Oberfläche der oftmals schwach verdickten Schließhäute vergrößert und damit ein erleichterter Stoffverkehr geschaffen. Den gleichen Zweck hat offenbar die von Tangl, Strasburger u. a. in einzelnen Fällen beobachtete Porosität der Schließhäute, die von Plasmaverbindungen durchsetzt werden (Ornithogalum umbellatum, Phoenix dactylifera). Von besonderem Interesse sind die von Tangl entdeckten, sehr engen Porenkanäle in den Zellwänden des Endosperms von Strychnos nux vomica, deren Auftreten nicht an das Vorhandensein von Tüpfelschließhäuten gebunden ist. Ob diese direkte Kommunikation zwischen den benachbarten Endospermzellen einer leichteren Ableitung der Lösungsprodukte der Reservesubstanzen dient, oder vielleicht bloß eine raschere und leichtere Ausbreitung der Verdauungsenzyme ermöglicht, bleibt dahingestellt.

Die Form der Speicherzellen ist im einfachsten Fall eine isodiametrische; die Zellen bilden ein dichtes, unregelmäßiges Gefüge, so daß keinerlei Anordnung zustande kommt, die mechanisch oder ernährungsphysiologisch bedeutungsvoll wäre. Ein derartiges Speichergewebe, welches dem 1. Typus des Assimilationssystems vergleichbar ist, kommt beispielsweise in den Kotylen der Bohne, Erbse, Eichel und Roßkastanie, sowie in knolligen Reservestoffbehältern zur Ausbildung. In zahlreichen Fällen sind aber die meist gestreckten

Speicherzellen in Reihen oder Kurven angeordnet, deren jeweiliger Verlauf zur Festigung des Speichergewebes oder zur Ernährung des jungen Keimlings in Beziehung steht. Es gibt nun in dieser Hinsicht Kurvensysteme, die sowohl eine mechanische Bedeutung haben, indem sie die Druckfestigkeit des ganzen Gewebes erhöhen, wie ihnen andererseits auch eine ernährungsphysiologische Rolle zufällt, indem sie die Richtung der Stoffzuleitung zum keimenden Embryo angeben. In anderen Fällen wieder sind diese beiden Funktionen nach dem Prinzip der Arbeitsteilung auf zwei verschiedene, räumlich getrennte Kurvensysteme verteilt. Es soll nunmehr an einigen Beispielen gezeigt werden, wie diese beiden letzten Sätze im einzelnen zu verstehen sind.

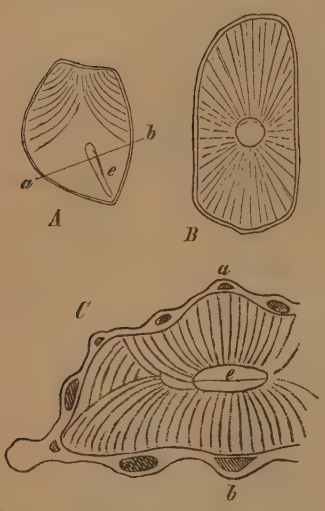


Fig. 164. *A* tangentialer Längsschnitt durch den Samen von Iris sp.; *e* Embryo. Vergr. 5. *B* Querschnitt durch den Samen derselben Iris, geführt in der Richtung *a—b* (*A*). Vergr. 14. *C* Querschnitt durch die Spaltfrucht von Anethum Sova; *e* Embryo. In allen drei Figuren ist der Verlauf der Zellreihen des Endosperms schematisch angegeben.

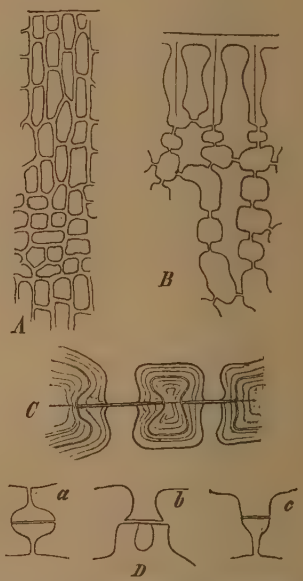


Fig. 165. *A* Teil eines radialen Längsschnittes durch das Endosperm von Siler trilobum. *B* peripherer Teil eines Querschnittes durch den Samen von Polygonatum vulgare. *C* stark verdickte, deutlich geschichtete Zellwand aus dem Endosperm von Fritillaria imperialis mit zwei Tüpfeln. Vergr. 510. *D* Tüpfel der Zellwände des Endosperms von Fritillaria imperialis. Vergr. 500.

Fig. 164 *C* stellt die größere Hälfte eines Querschnittes durch die Spaltfrucht von Anethum Sova vor. Ober- und unterhalb der querdurchschnittenen Keimblätter (*e*) des Embryos sehen wir die Zellen des Endosperms in deutliche Kurven angeordnet, welche von beiden Seiten gegen den Keimling zulaufen. Diese Kurven entsprechen den Drucklinien zweier gewölbeartiger Konstruktionen. Die Anordnung der Zellen in solche Kurven wird demnach die Druckfestigkeit des Endosperms in der Richtung *a—b* beträchtlich erhöhen. Gerade in dieser Richtung wird auch die Druckfestigkeit des Samens bei der Quellung am meisten beansprucht. Läßt man einen nicht zu dünnen Querschnitt der Spaltfrucht in

Wasser quellen, so nimmt der Dickendurchmesser des Endosperms (Richtung a—b) um 28 %, die Breite desselben dagegen nur um 11 % zu. Die Stellung der beiden Gewölbe entspricht also ganz der Richtung, in welcher der Erddruck beim Quellen des im Boden befindlichen Samens sein Maximum erreicht. Ein Blick auf die Abbildung lehrt uns dann ferner, daß die erwähnten Kurven zugleich auch die Zuflußrichtung der gelösten Reservestoffe zum Keimling bezeichnen. Es leuchtet ein, daß hierdurch die Entleerung des Endosperms beim Keimungsprozesse ganz wesentlich erleichtert wird. — Nach all dem Gesagten liegt hier demnach einer der Fälle vor, in denen ein und dasselbe Kurvensystem zugleich eine mechanische und eine ernährungsphysiologische Bedeutung hat.

In Fig. 164 *A* ist der tangentiale Längsschnitt eines Irissamens dargestellt. Im unteren, spitz zulaufenden Teile des Samens liegt der Embryo (*e*); im oberen, wie abgestutzten Teile sind die längsgestreckten und stark verdickten Endospermzellen in Kurven angeordnet, die von oben schief abwärts nach beiden Seiten hin verlaufen. Eine ernährungsphysiologische Bedeutung kommt selbstverständlich diesen Kurven nicht zu; sie kreuzen sich ja mit jenen Richtungen, die die gelösten Reservestoffe aus ihrer Wanderung zum Embryo einschlagen. Ihre Bedeutung kann demnach nur eine mechanische sein. Wenn wir dann durch jenen Teil des Samens, in welchem der Embryo steckt, einen Querschnitt führen (etwa in der Richtung a—b), so erhalten wir die in Fig. 164 *B* dargestellte Ansicht. Die Zellreihen strahlen radienartig vom Embryo aus und schneiden so unter den verschiedensten Winkeln die Umrißlinie des Querschnitts. Ein mechanisches Prinzip spricht sich in dieser Reihenbildung nicht aus. Denn nach dem Prinzip der Gewölbekonstruktion müßten die Reihen nach beiden Seiten hin bogig verlaufen; in Wirklichkeit sind sie jedoch vollkommen gerade. Dieser Verlauf der Zellreihen entspricht dagegen den Anforderungen der Stoffleitung, indem so die aufgelösten Reservestoffe auf kürzestem Wege dem Embryo zugeführt werden. Im Endosperm von Iris lassen sich demnach zwei räumlich getrennte Kurvensysteme unterscheiden, von denen das eine, das auf dem tangentialen Längsschnitt erscheint, eine mechanische Rolle spielt, während das andere, welches am Querschnitte des Samens sichtbar wird, in ernährungsphysiologischer Hinsicht zu deuten ist.

In manchen Samen sind die gestreckten Zellen des Endosperms senkrecht zur Oberfläche des Samens, d. i. palisadenförmig gestellt. So sieht man z. B. auf einem Querschnitte des Samens von Polygonatum vulgare (Fig. 165 *B*), der zugleich den Querschnitt des Keimlings enthält, die peripheren Zellen des Endosperms als Palisaden entwickelt. Gegen innen zu geht aber die gestreckte Form der Zellen bald in die isodiametrische über. Die palisadenförmige Ausbildung der äußeren Zellen kann hier bloß eine mechanische und keine mit der Stoffleitung zusammenhängende Bedeutung haben. Denn 1. sind die peripheren Zellen gestreckt, an deren Leitungsvermögen die niedrigsten Ansprüche gestellt werden, während nach innen zu, wo sich die Ansprüche steigern, die Zellen von isodiametrischer Form sind; und 2. zeigen die zahlreichen Tüpfel an den Längs- und Seitenwänden der Palisadenzellen, daß bei der Keimung auch in der Querrichtung ein lebhafter Stoffverkehr stattfindet. Nur die äußerste Zellschicht besitzt an den Seitenwänden keine oder nur spärliche Tüpfel. Dies hat aber offenbar einen mechanischen Zweck; es soll eine Schwächung der Seiten-

wände der äußersten Zellschicht vermieden werden, weil diese Lage als schützende »Hartschicht« des Samens fungiert.

Im Endosperm der flachen Samen von Siler tribolum sind auf beiden Seiten die Zellen der äußeren 4—5 Schichten palisadenförmig entwickelt (Fig. 165 *A*). Die Zellen der Mittelschicht dagegen sind isodiametrisch und häufig auch tangential gestreckt. Da überdies die ziemlich verdickten Seitenwände der Palisadenzellen ganz ungetüpfelt sind, so schlagen die Reservestoffe bei der Entleerung des Endosperms unzweifelhaft zunächst eine zur Oberfläche des Samens senkrechte Richtung ein, gelangen so in die Mittelschicht und werden von dieser erst dem keimenden Embryo zugeleitet. Die verschiedenen Richtungen der Stoffleitung sind hier demnach ganz ähnliche, wie in einem auf beiden Seiten mit Palisadengewebe versehenen Laubblatt[15]).

Bisher sind bloß jene Speichergewebe für plastische Baustoffe berücksichtigt worden, deren Inhalt zur Entwickelung ganzer Individuen oder Sproßgenerationen verwendet wird. Nun gibt es aber hin und wieder auch lokale Speichergewebe, deren Inhaltsstoffe nur bestimmten Organen oder Geweben zuzute kommen. So sind nach Tschirch und Holfert die sog. Nährschichten[16], der Samenschalen zur Zeit des Reifungsprozesses nichts anderes als ein lokales Speichergewebe, das reichlich Stärke führt und in der Nachbarschaft jener Zellagen angelegt wird, welche zu dickwandigen »Hartschichten« oder zu Quellschichten werden. Die zur Verdickung der Zellwände notwendigen Baustoffe werden dann aus der meist zahlreiche Zellagen bildenden Nährschicht bezogen, die nach vollständiger Ausbildung der Samenschale gänzlich entleert ist. Sie obliteriert dann gewöhnlich und besteht in reifen Samen aus stark zusammengepreßten, zerknitterten Zellwänden. In typischer Ausbildung treten die Nährschichten z. B. bei den Papilionaceen und Cruciferen auf.

2. Speichergewebe für Atmungsstoffe.

Schon die in den Speichergeweben für plastische Baustoffe enthaltenen Reservesubstanzen dienen nicht ausschließlich Wachstumszwecken; ein größerer oder geringerer Teil davon ist für den Betriebsstoffwechsel bestimmt und fällt als Atmungsmaterial der physiologischen Verbrennung anheim. Dadurch wird Betriebsenergie gewonnen und häufig auch Wärme gebildet. So hat z. B. schon Boussingault gefunden, daß im Dunkeln keimende Maiskörner in 20 Tagen 47,6 % Trockensubstanz verloren, ein Substanzverlust, der zum größten Teile auf der Sauerstoffatmung beruhte. Eine räumliche Trennung der für Wachstums- und Atmungszwecke aufgespeicherten Reservestoffe findet aber in all diesen Fällen soviel bekannt nicht statt, besondere Speichergewebe für Atmungsstoffe lassen sich nicht nachweisen.

In einigen Fällen aber, wo die Sauerstoffatmung auf Wärmeproduktion abzielt, kommt es tatsächlich zur Ausbildung von Speichergewebe für Atmungsstoffe, als welche Kohlehydrate, insbesondere Stärke, fungieren. Schon seit langem ist es bekannt, daß die Blüten und Infloreszenzen verschiedener Pflanzen zur Blütezeit eine erhöhte Temperatur zeigen. Am auffallendsten ist diese Er-

scheinung bei den Kolben der Aroideen[17]); so hat z. B. Gregor Kraus für Arum italicum bei einer Lufttemperatur von 17,7° C eine Kolbentemperatur von 44,7° C festgestellt; der Wärmeüberschuß betrug demnach 27° C. Als höchste Temperatur hat Hubert einmal 49,5° C bei Colocasia odora gefunden. Die männlichen Blütenkolben von Ceratozamia longifolia erwärmten sich in einer von Gr. Kraus mitgeteilten Beobachtungsreihe im Maximum auf 38,5° C, der größte Überschuß betrug 11,7° C. Auch manche Palmenblütenstände und Nymphäaceenblüten zeigen ein ähnliches Verhalten.

Am genauesten sind die Stoffwechselvorgänge, die mit dieser Erwärmung verbunden sind, von Gr. Kraus bei Arum italicum untersucht worden. Der Blütenkolben setzt sich in eine gestielte, goldgelbe, schwere Keule fort, die aus dem von der Spatha gebildeten Kessel hervorragt. Diese Keule ist das sich erwärmende Organ des Kolbens. Es besteht aus einem zentralen, von Gefäßbündeln durchzogenen Wassergewebszylinder, der von einem dicken Parenchymmantel aus dünnwandigen, isodiametrischen und sehr stärkereichen Zellen gebildet wird. Dies ist das Speichergewebe für die Atmungsstoffe; als solche fungieren die zahlreichen zusammengesetzten Stärkekörner und überdies auch etwas Zucker. Weitaus der größte Teil der Trockensubstanz der Keule besteht vor dem Aufblühen aus Kohlehydraten (77,8 %), und zwar entfallen auf die Stärke 66 %, auf den Zucker 12 %. Während der Erwärmung verliert die Keule in wenigen Stunden durchschnittlich 74,1 % ihrer Trockensubstanz; die Kohlehydrate verschwinden gänzlich; sie unterliegen als Atmungsmaterial der physiologischen Verbrennung; nur ein unbedeutender Rest (3,7 %) bleibt in Form anderer Körper in der Keule zurück, von denen ein Teil sich in Pflanzensäuren umbildet. Das Verschwinden der Stärke durch Atmung geht nicht etwa von der Spitze der Keule nach abwärts, oder von der Peripherie nach innen zu vor sich. Die Entleerung des Speichergewebes erfolgt vielmehr in sehr ungleichmäßiger Weise, indem zwischen schon entleerten Partien flecken-, streifen- oder inselartige Teile noch stärkehaltig sind, schließlich aber auch entleert werden.

Die biologische Bedeutung der so bedeutenden Wärmeproduktion der Aroideenkolben und anderer Infloreszenzen und Blüten erblickt Gr. Kraus mit Delpino hauptsächlich darin, daß dadurch ein Anlockungsmittel für die die Fremdbestäubung vermittelnden Insekten gewonnen wird. »An sich genommen, muß es zweifellos für die Insektenwelt verlockend erscheinen, auffallend warme Stellen des Aufenthaltes zu finden, zumal am Abend und Morgen, wo die Temperaturdifferenz zwischen Luft und Blüte besonders hervortritt.«

3. Speichergewebe für ökologische Zwecke.

In vielen Früchten und Samen, sowie auch in manchen Blättern und Blüten werden Assimilationsprodukte, hauptsächlich Kohlehydrate, doch auch Fette und Eiweißstoffe, zu rein ökologischen Zwecken aufgespeichert, um sie als Lockmittel den der Pflanze einen entsprechenden Gegendienst leistenden Tieren darzubieten. Man kann demnach solche Speichergewebe ganz allgemein auch als Futtergewebe bezeichnen.

Den häufigsten Typus der Futtergewebe repräsentiert das saftige »Fruchtfleisch« so vieler Früchte und Scheinfrüchte, das von größeren Tieren, namentlich Vögeln, verzehrt wird; die Samen werden dabei entweder direkt ausgestreut oder aus dem Kropfe entleert, eventuell auch vermittels der Exkremente verbreitet. Diese saftigen Futtergewebe bestehen meist aus großzelligem, dünnwandigem Parenchym mit schwach ausgebildeten Plasmakörpern und großen Zellsafträumen. Als eigentliche Lockspeise wird meist Zucker (Traubenzucker, Fruchtzucker), zuweilen auch Stärke (Musa, Artocarpus) oder fettes Öl (Olea, Persea gratissima, Durio zybethinus) gespeichert. Zur Anlockung dienen ferner häufig lebhafte Färbungen, die durch im Zellsaft gelöstes Anthokyan, oder durch Chromoplaste bedingt werden, sowie verschiedene Endprodukte des Stoffwechsels, die dem Futtergewebe einen besonderen Geschmack oder Geruch verleihen.

Häufig werden ölhaltige Speichergewebe in besonderen Anhängseln der Samen (Arillus, Caruncula, Strophiole) oder auch in anderen Blütenteilen zu dem Zwecke ausgebildet, um Ameisen anzulocken, welche die Samen in ihre Nester zu schleppen versuchen, sie aber häufig unterwegs liegen lassen und so für ihre Verbreitung sorgen[18]). Sernander hat diese ölhaltigen Anhängsel als »Elaiosome« bezeichnet. (Luzula Forsteri und pilosa, Allium triquetrum, Helleborus foetidus, Chelidonium majus, Corydalis-Arten, Viola odorata, Melampyrum pratense u. a.)

Hieran schließen sich die an den Laubblättern einiger Ameisenpflanzen auftretenden Futterkörperchen, die den die Pflanze bewohnenden Schutzameisen als Nahrung dienen[19]). Bei Cecropia adenopus und peltata treten diese ei- oder birnförmigen Gebilde (Müllersche Körperchen) in großer Zahl auf der Unterseite der Blattstielbasen zwischen dichtstehenden Haaren auf, und bestehen nach Schimper im wesentlichen aus einem fett- und eiweißreichen Parenchymgewebe. Werden die Futterkörperchen durch Abwischen entfernt oder von Ameisen fortgetragen, so ist das Blattstielkissen nach einigen Tagen wieder mit neuentstandenen Körperchen bedeckt. In morphologischer Hinsicht stellen sie zweifellos Haargebilde vor; nach Schimper handelt es sich wahrscheinlich um metamorphosierte Drüsenhaare. — Ganz ähnlich gebaute Futterkörperchen (Beltsche Körperchen) treten an den Spitzen der Fiederblättchen von Acacia sphaerocephala auf. Sie sind von birnförmiger Gestalt, orangegelber Farbe und fallen sehr leicht ab. Der Hauptsache nach bestehen sie gleichfalls aus einem zartwandigen parenchymatischen Speichergewebe, das mit Proteinstoffen und fettem Öl gefüllt ist. —

Bei den meisten Pflanzen, die den die Fremdbestäubung der Blüten vermittelnden Insekten eine Lockspeise darbieten, besteht diese, abgesehen vom Pollen, aus einem zuckerreichen Sekret, dem Nektar. Nur ausnahmsweise bilden die Blüten statt dessen Futterhaare und Futtergewebe aus[20]). Am genauesten sind diese Lockmittel bisher bei verschiedenen Orchideen untersucht worden, wo sie am häufigsten vorkommen. Sie treten auf dem Labellum, dem Anflugsorte der Insekten, stets in solcher Stellung und Verteilung auf, daß die Insekten beim Abfressen die Fremdbestäubung bewirken.

Nachdem das Vorkommen von Futtergewebe bereits von Ch. Darwin und später von mir bei Catasetumarten nachgewiesen worden, hat es in neuerer Zeit O. Porsch auch bei den Gattungen Stanhopea, Maxillaria, Cirrhaea,

Oncidium, Odontoglossum u. a. beobachtet und eingehend untersucht. Schon mit freiem Auge lassen sich die Stellen des Labellums, wo Futtergewebe entwickelt ist, als verschieden geformte Schwielen, Höcker oder Warzen (Oncidium, Stanhopea) deutlich unterscheiden. Sie bestehen aus dünnwandigem Parenchym, dessen Zellen mit organischen Nährstoffen gefüllt sind. Stärke (Catasetumarten), Amylodextrin (Stanhopea), Glukose, Fett in Form verschieden großer Tröpfchen bilden die stickstofflosen Speicherstoffe. Die reichlich vorhandenen Eiweißsubstanzen treten als Körnchen, bisweilen als Kristalloide (Maxillaria lutescens, pumila) auf; bei Maxillaria nana kommt außer den Eiweißkörnern auf der Innenseite jeder Zelle noch ein dichter, homogener Wandbelag aus Eiweiß vor. Eine bemerkenswerte Anpassung der Futtergewebe besteht nach Porsch darin, daß die Cuticula, bzw. die cutinisierten Schichten der epidermalen Futterzellen frühzeitig abgehoben oder abgestoßen werden, so daß die Insekten leicht zur dargebotenen Lockspeise gelangen können. — Daß die Futtergewebe der Orchideenblüten tatsächlich die ihnen zugeschriebene Funktion erfüllen, ist schon vor langer Zeit von Crüger durch Beobachtung der Blüten und ihrer Bestäuber an den natürlichen Standorten bei Catasetum u. a. nachgewiesen worden.

Bei verschiedenen tropischen Orchideen (Arten der Gattungen Maxillaria, Bifrenaria, Oncidium, Pleurothallis, Spiranthes usw.) werden zur Anlockung der Insekten Futterhaare ausgebildet, die meist in dichter Stellung an bestimmten Stellen des Labellums auftreten. Die Haare sind nach den Untersuchungen Porschs ein- oder mehrzellig, mit Eiweiß und Fett vollgepfropft; auch Eiweißkristalle kommen zuweilen vor. Die einzelligen Futterhaare von Maxillaria rufescens sind bis gegen die Basis zu sehr zartwandig. Die Fußstücke der Haare zeichnen sich aber durch auffallende, stark cutinisierte, braungelbe Membranverdickung aus; unmittelbar darüber erfolgt das Abreißen der Haare durch die Insekten. Bei Maxillaria ochroleuca und porphyrostele wird die schmale Basalzelle von kurzen, derbwandigen Nachbarhaaren gestützt und so das Umfallen des Futterhaares verhindert.

Wenn die Futterhaare aus kurzen rundlichen Zellen bestehen, die sich voneinander isolieren, so kommen pollenähnliche Zellanhäufungen zustande, wie solche von Janse bei Maxillaria Lehmanni und venusta, von Fritz Müller und Saunders bei der Orchideengattung Polystachya, von Penzig bei der Rubiacee Rondeletia strigosa beobachtet worden sind[21]).

Die Angaben über das Vorkommen von Futterhaaren in den Blüten anderer Pflanzenfamilien (Commelynaceen, Aristolochia, Portulaca, Anagallis, Cyclamen, Verbascum) bedürfen noch der Bestätigung.

IV. Das Speichersystem der Thallophyten[22]).

Daß bei den Algen kein eigentliches Wassergewebe zur Ausbildung gelangt, ist begreiflich. Die im Bereich von Ebbe und Flut lebenden Meeresalgen sind durch die wasserhaltende Kraft ihrer Schleimüberzüge hinreichend gegen Austrocknung geschützt. Auch die Gallertschichten der Gloeocapsaarten, die

Gallertklumpen, in denen die Nostocfäden eingebettet sind, stellen Wasserreservoire vor, die den betreffenden Arten das Landleben ermöglichen.

Ein Speichersystem für plastische Baustoffe ist zuerst von Wille bei einigen Florideen, später von Hansteen und Hansen auch bei Phäophyceen nachgewiesen worden. Das bei Pelvetia, Fucus, Sargassum und anderen Fucaceen zwischen dem peripheren Assimilationssystem und dem zentralen Leitungssystem gelegene, aus einer größeren Anzahl von Zellschichten bestehende Gewebe, das von den Phykologen als »Innenrinde« oder »primäre Rinde« bezeichnet wird, ist nichts anderes als ein Speichergewebe, das aus relativ weitlumigen, isodiametrischen Zellen besteht; ihre mehr oder minder verdickten Wände sind mit zahlreichen Tüpfeln versehen, deren Schließhäute fein porös sind. Als Inhalt gibt Hansteen für Fucus serratus ein in Körnchenform auftretendes besonderes Kohlehydrat an, welches er Fukosan nennt. Bei Dictyota dichotoma repräsentiert in den Flachsprossen die aus einer einzigen Zellage bestehende »Markschicht« das Speichergewebe. In den Rundsprossen ist es mehrschichtig. Als Inhalt hat Hansen in der Mitte jeder Zelle eine Gruppe von großen Fetttropfen beobachtet, welche durch eine Plasmaansammlung miteinander verbunden sind. Zahlreiche Plasmafäden strahlen von ihr aus gegen die Wand zu. Der Entleerung dieses Speichergewebes bei der Bildung von Adventivsprossen und Fortpflanzungsorganen geht eine Emulgierung der großen Fetttropfen in zahllose kleine Tröpfchen voraus.

Bei den Pilzen scheint eigentliches Wassergewebe nicht vorzukommen, wenn nicht etwa die blasenförmigen großen »Cystiden« der Hymenialschicht verschiedener Hymenomyceten (Coprinusarten), denen Brefeld und v. Wettstein eine mechanische Rolle beim Auseinanderdrängen und -halten der Lamellen zuschreiben, auch als Wasserreservoire fungieren. Aus typischem Speichergewebe für plastische Baustoffe besteht das »Mark« der Sklerotien, das entweder von einem dichten Hyphengeflecht oder, wie z. B. bei Claviceps, von Pseudoparenchym gebildet wird. Die aufgespeicherten Reservestoffe erscheinen in Form von stark verdickten, gelatinösen Zellmembranen, oder in Form von Fettanhäufungen, neben denen dann stets auch mehr oder minder reichlich Eiweißstoffe auftreten. Die Entleerung der Sklerotien bei Entstehung und Weiterentwickelung der Fruchtkörper geht in ähnlicher Weise vor sich wie bei den höher entwickelten Pflanzen. Bei Claviceps purpurea verschwindet nicht bloß das fette Öl, auch die etwas verdickten Zellwände werden dünner und schließlich ganz zart. — Zu erwähnen ist schließlich, daß das im Tierreich sehr verbreitete Glukogen (ein den Dextrinen verwandtes Polysaccharid) nach Errera bei niederen und höheren Pilzen sehr häufig und in ansehnlicher Menge vorkommt und wahrscheinlich als Reservestoff fungiert.

Eine Aufspeicherung von Eiweißsubstanzen (Plasma) zu ökologischen Zwecken findet in den kugeligen Anschwellungen der Hyphenenden der südbrasilianischen Agaricinee Rozites gongylophora statt, die nach A. Möller den Blattschneiderameisen zur Nahrung dienen, welche den Pilz in ihren Nestern kultivieren[23]).

Anmerkungen.

1) W. Pfitzer, Über die mehrschichtige Epidermis usw., Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. VIII. M. Westermaier, Über Bau und Funktion des pflanzlichen Hautgewebesystems, ebenda, Bd. XIV, S. 43 ff. M. Treub, Sur le Myrmecodia echinata Gaudich., Annales du Jardin bot. de Buitenzorg, t. III, 1883; Derselbe, Nouvelles recherches sur le Myrmecodia de Java, ebenda, t. VII, 1888. G. Volkens, Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste, Berlin 1887. E. Heinricher, Histologische Differenzierung in der pflanzlichen Oberhaut, Mittheil. des naturw. Vereins für Steiermark, 1886. Rich. Hintz, Über den mechanischen Bau des Blattrandes mit Berücksichtigung einiger Anpassungserscheinungen zur Verminderung der lokalen Verdunstung, Nova Acta der L.-C. Akademie, Bd. LIV, 1889. G. Haberlandt, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose, III. Das Wassergewebe der Laubmooskapsel, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XVII, 1886. A. F. W. Schimper, Die epiphytische Vegetation Amerikas, Jena 1888; Derselbe, Die indomalayische Strandflora, 1891. K. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, 1. Th., III. Die Epiphyten, Marburg 1889. Caj. Lippitsch, Über das Einreissen der Laubblätter der Musaceen, Österr. bot. Zeitschrift, 1889. G. Haberlandt, Anatomisch-physiol. Untersuchungen über das tropische Laubblatt, I. Über die Transpiration einiger Tropenpflanzen, Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wiss., Bd. CI, Abth. I, 1892. S. Schwendener, Das Wassergewebe im Gelenkpolster der Marantaceen, Sitzungsberichte der Akademie der Wiss. in Berlin, Bd. XXIV, 1896. C. Steinbrinck, Über Schrumpfungs- und Kohäsionsmechanismen von Pflanzen, Biol. Centralblatt, Bd. XXVI, 1906. C. Holtermann, Der Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe, Leipzig 1907.

2) B. Frank, Über die anatomische Bedeutung und die Entstehung der vegetabilischen Schleime, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. V, 1865.

3) B. Jönsson, Zur Kenntniss des anatomischen Baues der Wüstenpflanzen, Lunds Universisets Årsskrift, Bd. XXXVIII, Afdeln. 2, Nr. 6, 1902.

4) W. Hofmeister, Über die zu Gallerte aufquellenden Zellen der Aussenfläche von Samen und Perikarpien, Sitzungsberichte der k. sächs. Akademie der Wiss., Phys. Cl., Bd. X, 1858. G. Haberlandt, Die Schutzeinrichtungen in der Entwickelung der Keimpflanze, Wien 1887, S. 11 f. G. Klebs, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung, Untersuchungen aus dem bot. Institut zu Tübingen, Bd. I, S. 536 ff.

5) J. Vesque, L'espèce végétale considérée au point du vue de l'Anatomie comparée, Annales des sc. nat. Bot., sér. 6, t. XIII, 1882; Derselbe, Essai d'une monographie anatomique et descriptive de la tribu des Capparées, ebenda, sér. 6, t. XIII, 1882. P. Krüger, Die oberirdischen Vegetationsorgane der Orchideen in ihren Beziehungen zu Klima und Standort, Flora, 1883, S. 435 ff. E. Heinricher, Über einige im Laube dikotyler Pflanzen trockenen Standortes auftretende Einrichtungen usw., Bot. Centralbl., Bd. XXII, 1885. L. Kny und A. Zimmermann, Die Bedeutung der Spiralzellen von Nepenthes, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. III, 1885. Wl. Rothert, Über parenchymatische Tracheiden und Harzgänge im Mark von Cephalotaxus-Arten, ebenda, Bd. XVII, 1899.

6) Nach Holle (Untersuchungen über Welken, Vertrocknen und Wiederstraffwerden, Flora, Bd. CVIII, 1916, S. 101) enthalten bei Physosiphon Loddigesii die »Speichertracheiden« des Blattes lebende Protoplasten und sind auch in welken Blättern immer wassergefüllt und kollabiert. Sie würden sonach besonders gebaute Wassergewebszellen und keine Speichertracheiden vorstellen. Es ist daher in bezug auf diese Elemente bei der Gattung Physosiphon eine Nachuntersuchung erforderlich.

7) A. F. W. Schimper, Die epiphytische Vegetation Amerikas, Jena 1838, S. 41 f. E. Heinricher, Über einen eigenthümlichen Fall von Umgestaltung einer Oberhaut und dessen biologische Deutung, Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wiss., Bd. XCIX, I. Abth., 1890.

8) C. Nägeli, Die Stärkekörner, Pflanzenphys. Untersuchungen, herausgeg. von Nägeli und Cramer, Heft 2, Zürich 1858; Derselbe, Über die chemische Zusammensetzung der Stärkekörner und Zellmembranen, Bot. Mittheilungen von C. Nägeli, 1863; Derselbe, Über die chemische Verschiedenheit der Stärkekörner, ebenda, 1863; Derselbe, Das Wachsthum der Stärkekörner durch Intussusception, Bot. Ztg., 1881. Brown und Heron, Beiträge zur Geschichte der Stärke und der Verwandlungen derselben, Liebigs Annalen der Chemie, Bd.

CXCIX, 1879. A. F. W. Schimper, Untersuchungen über die Entstehung der Stärkekörner, Bot. Ztg., 1880; Derselbe, Untersuchungen über das Wachsthum der Stärkekörner, ebenda, 1881. E. Strasburger, Über den Bau und das Wachsthum der Zellhäute, Jena 1882. Dafert, Zur Kenntniss der Stärkearten, Landwirthsch. Jahrbücher, 1885; Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Stärkegruppe, ebenda, 1886. Arthur Meyer, Über die wahre Natur der Stärkezellulose Nägeli's, Bot. Ztg., 1886; Derselbe, Über Stärkekörner, welche sich mit Jod roth färben, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. IV, 1886. C. Mikosch, Untersuchungen über den Bau der Stärkekörner, Wien 1887. G. Krabbe, Untersuchungen über das Diastaseferment, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXI, 1890. A. Binz, Beiträge zur Morphologie und Entstehungsgeschichte der Stärkekörner, Flora, 1882. A. Dodel, Beitrag zur Morphologie und Entwickelungsgeschichte der Stärkekörner von Pellionia Daveauana, ebenda, 1892. O. Bütschli, Über den feineren Bau der Stärkekörner, Verhandlungen des naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg, N. F., Bd. V, Heft 1, 1893. Arthur Meyer, Untersuchungen über die Stärkekörner, Wesen und Lebensgeschichte der Stärkekörner der höheren Pflanzen, Jena 1895. Dieses Werk enthält eine sehr vollständige Literaturübersicht. J. H. Salter, Zur näheren Kenntniss der Stärkekörner, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXXII, 1898. H. Winkler, Untersuchungen über die Stärkebildung in den verschiedenartigen Chromatophoren, ebenda, Bd. XXXII, 1898. Hugo Fischer, Über Inulin usw., nebst Bemerkungen über den Bau der geschichteten Stärkekörner, Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. VIII, 1902. O. Bütschli, Untersuchungen über Amylose und amyloseartige Körper, Verhandlungen des naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg, N. F., Bd. VII, 1903. Fr. Czapek, Biochemie der Pflanzen, Jena 1905, Bd. I, S. 307 ff.

9) J. Sachs, Zur Keimungsgeschichte der Dattel, Bot. Ztg., 1862. M. J. Godfrin, Recherches sur l'anatomie comparée des cotyledons et de l'albumen, Annales des sc. nat. Bot., sér. 7, t. XIX, 1884. E. Heinricher, Zur Biologie der Gattung Impatiens, Flora, 1888. Reiss, Über die Natur der Reservezellulose und über ihre Auflösungsweise bei der Keimung der Samen, Landwirthsch. Jahrbücher, Bd. XVIII, 1889. E. Schulze, Über die stickstofffreien Reservestoffe einiger Leguminosensamen, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., 1889. H. Nadelmann, Über die Schleimendosperme der Leguminosen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXI. E. Schaar, Die Reservestoffbehälter der Knospen von Fraxinus excelsior, Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wiss., Bd. XCIX, I. Abth. J. Grüss, Studien über Reservezellulose, Bot. Centralbl., Bd. LXX, 1897. Fr. Czapek, Biochemie der Pflanzen, Jena, 1905, Bd. I, S. 325 ff. H. Euler, Grundlagen und Ergebnisse der Pflanzenchemie, Braunschweig 1908, I. Teil, S. 65 ff.

10) J. Sachs, Über die Sphärokrystalle des Inulins usw., Bot. Ztg., 1864, S. 25 ff. Prantl, Das Inulin, München 1870. Dragendorff, Materialien zu einer Monographie des Inulins, Petersburg 1870. H. Fischer, Über Inulin usw., Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. VIII, 1902.

11) Vgl. W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. I, S. 454, und die daselbst zitierte Literatur.

12) In der 1. und 2. Auflage dieses Buches habe ich für die saftigen Speichergewebe angegeben, daß das Protoplasma der Speicherzellen die stickstoffhaltigen Reservestoffe, bzw. die Eiweißsubstanzen repräsentiere. Das ist in dieser Fassung jedenfalls nicht richtig; die Hauptmenge der stickstoffhaltigen Reservestoffe, Amide und Eiweißsubstanzen, ist im Zellsaft gelöst. Daß bei der Entleerung der Speicherzellen schließlich auch Bestandteile der absterbenden Protoplasten mobilisiert und als Reservestoffe nutzbar gemacht werden können, ist damit natürlich nicht ausgeschlossen. Doch gilt dies auch für die trockenen Speichergewebe der Samen und Früchte.

13) F. Cohn, Über Proteinkristalle in den Kartoffeln, Jahrb. der schles. Gesellsch. f. vaterl. Cultur, 1858, S. 72 ff. C. Nägeli, Über die kristallähnlichen Proteinkörper und ihre Verschiedenheiten von wahren Kristallen, Sitzungsberichte der k. bayr. Akademie der Wiss., Bd. II, 1862. A. F. W. Schimper, Über die Proteinkristalle der Pflanzen, Strassburg 1879. E. Heinricher, Über massenhaftes Auftreten von Kristalloiden in Laubtrieben der Kartoffelknolle, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., 1891. A. Zimmermann, Über Proteinkristalloide, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle, Bd. I und II. G. Stock, Ein Beitrag zur Kenntniss der Proteinkristalle, Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. VI, 1892. E. Heinricher, Über die Arten des Vorkommens von Eiweiß-Kristallen bei

Lathraea usw., Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXXV, 1900. Ad. Sperlich, Die Zellkernkristalloide von Alectorolophus, Beihefte zum Bot. Zentralbl., Bd. XXI, 1906.

14) Th. Hartig, Über das Klebermehl, Bot. Ztg., 1855, S. 881. W. Pfeffer, Untersuchungen über die Proteinkörner und die Bedeutung des Asparagins beim Keimen der Samen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. VIII, S. 419 ff. J. H. Wakker, Studien über die Inhaltskörper der Pflanzenzellen, ebenda, Bd. XIX. F. Werminski, Über die Natur der Aleuronkörner, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., 1888. A. Tschirch, Die Kalkoxalatkristalle in den Aleuronkörnern der Samen und ihre Funktion, Bot. Centralbl., Bd. XXXI. Fr. Lüdtke, Beiträge zur Kenntniss der Aleuronkörner, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXI. G. Haberlandt, Die Kleberschicht des Grasendosperms als Diastase ausscheidendes Drüsengewebe, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., 1890. Tschirch und Kritzler, Mikrochemische Untersuchungen über die Aleuronkörner, Berichte der deutsch. pharm. Gesellsch., X. Jahrg., 1900.

15) Vgl. W. Hirsch, Welche Einrichtungen bestehen behufs Überführung der in dem Speichergewebe der Samen niedergelegten Reservestoffe in den Embryo bei der Keimung? Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., 1890. In diesem Aufsatze wird das von mir bereits in der 1. Aufl. dieses Buches angegebene Bauprinzip der Speichergewebe für plastische Baustoffe, speziell des Endosperms durch eine Anzahl neuer Beispiele bestätigt, ohne daß der Verf. auch nur mit einem Wort andeuten würde, daß das wesentlichste Ergebnis seiner Untersuchungen sechs Jahre vorher schon von mir mitgeteilt worden ist.

16) A. Tschirch, Angewandte Pflanzenanatomie, S. 459. J. Holfert, Die Nährschicht der Samenschale, Flora, 1890.

17) Gregor Kraus, Über die Blütenwärme bei Arum italicum, I. u. II. Abhandlung, Abhandlungen der Naturf. Gesellsch. zu Halle, Bd. XVI, 1882 u. 1884; Derselbe, Physiologisches aus den Tropen, III. Über Blütenwärme bei Cycadeen, Palmen und Araceen, Annales du Jardin bot. de Buitenzorg, vol. XIII, 1896. — Vgl. ferner: Ed. Knoch, Untersuchungen über die Morphologie, Biologie und Physiologie der Blüte von Victoria regia, Bibliotheca botanica, Heft 47, 1899. E. Leick, Die Erwärmungstypen der Araceen und ihre blütenbiologische Bedeutung, Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1915.

18) R. Sernander, Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren, K. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, Bd. XLI, 1906. — Vgl. auch die in dieser Abhandlung zitierte Literatur.

19) A. F. W. Schimper, Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika, Bot. Mitteil. aus den Tropen, 1. Heft, Jena 1888.

20) Ch. Darwin, Über die Einrichtungen zur Befruchtung britischer und ausländischer Orchideen durch Insekten, übers. von Bronn, 1862. H. Crüger, A few notes on the fecundation of orchids and theyr morphology, Journal of the Linn. Soc. Bot., Bd. VIII, 1865. G. Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perzeption mechanischer Reize, Leipzig 1901, S. 64, 65. O. Porsch, Beiträge zur histologischen Blütenbiologie, I. Über zwei neue Insektenanlockungsmittel der Orchideenblüte, Österr. bot. Zeitschr., 7. Jahrg., 1905. II. Weitere Untersuchungen über Futterhaare, ebenda, 1906; Derselbe, Orchidaceae in v. Wettstein, Ergebnisse der bot. Expedition der k. Akad. d. Wissensch. nach Südbrasilien, Denkschriften der Akad. der Wissensch. in Wien, Bd. LXXIX, 1908; Derselbe, Futtergewebe als Honigersatz, Österr. bot. Zeitschr., 1907; Derselbe, Die Honigersatzmittel der Orchideenblüte, Text zu Tafel CXI und CXII der Knyschen bot. Wandtafeln, Berlin 1908.

21) Janse, Imitierte Pollenkörner bei Maxillaria spec., Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. IV, 1886. Fritz Müller, in H. Müller, Befruchtung der Blumen, 1873, S. 86. Penzig, Sopra un nuovo caso d'imitazione di polline, Atti della soc. Lig. di Sc. nat. e geogr., Bd. VI.

22) N. Wille, Bidrag di Algernes physiologiske Anatomi, K. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, Bd. XI, Stockholm 1885. B. Hansteen, Studien zur Anatomie und Physiologie der Fucoideen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXIV, 1892. A. Hansen, Über Stoffbildung bei den Meeresalgen, Mittheilungen aus der Zoolog. Station zu Neapel, Bd. II, 1893. A. de Bary, Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Leipzig 1884, S. 31 ff. L. Errera, Le Glycogène chez les Basidiomycètes, Mém. d. l'Acad. royale de Belgique, t. XXVII, 1885. Clautriau, Etude chimique du Glycogène, 1895.

23) Alfr. Möller, Die Pilzgärten einiger südamerikanischer Ameisen, Bot. Mitteilungen aus den Tropen, herausgeg. von A. F. W. Schimper, 6. Heft, Jena 1893.

Neunter Abschnitt.

Das Durchlüftungssystem.

I. Allgemeines.

Jede Pflanze unterhält mit der Außenwelt einen mehr oder minder lebhaften Gasaustausch. Beim Atmungsprozeß wird Sauerstoff verbraucht und Kohlensäure ausgeschieden; bei dem in grünen Pflanzenteilen sich abspielenden Assimilationsprozeß wird umgekehrt Kohlensäure aufgenommen und Sauerstoff an die Umgebung abgegeben; in einzelnen Fällen bedingt der Stoffwechsel auch die Ausscheidung anderer Gase, wie des Wasserstoffs und Schwefelwasserstoffs. Schließlich geben alle von der Luft umspülten Pflanzenteile Wasserdampf ab, zu dem sich bei verschiedenen Pflanzen auch Dämpfe von ätherischen Ölen und anderen flüchtigen Stoffen gesellen.

Die Lebhaftigkeit des Gasaustausches hängt unter sonst gleichen Umständen von der Größe der den Gasaustausch vermittelnden Oberfläche der Pflanze ab. Bei den mikroskopisch kleinen, einzelligen Pflanzenformen, ist, selbst wenn sie kugelförmig sind, das Verhältnis der Oberfläche zum Volumen ein so günstiges, daß alle auf eine Vergrößerung der Oberfläche abzielenden Einrichtungen überflüssig sind. Je größer aber die Pflanzenformen werden, desto notwendiger wird auch die Oberflächenvergrößerung, welche zunächst schon durch eine mehr oder minder reichliche Verzweigung der Pflanzengestalt erreicht wird. Auf diese Weise genügt bis zu einem nicht allzu großen Volumen noch immer die äußere Oberfläche der Pflanze zur Vermittelung und Regelung ihres Gasaustausches. Bei allen höher entwickelten Pflanzen reicht aber zu diesem Zwecke selbst bei der ausgiebigsten Verzweigung die äußere Oberflächenentfaltung nicht aus, und so kommt es im Innern der Pflanzenteile zur Ausbildung eines Maschenwerkes von lufterfüllten Hohlräumen und Kanälen, die für die angrenzenden Zellen dasselbe sind, wie für die oberflächlich gelegenen Zellen die äußere Atmosphäre. Auf diese Weise entsteht infolge des Prinzips der Oberflächenvergrößerung das Durchlüftungssystem.

Für die Art der Abgabe und Aufnahme eines Gases seitens einer lebenden Zelle ist es natürlich gleichgültig, ob die betreffende Zelle im Innern der Pflanze an einen lufterfüllten Interzellularraum grenzt, oder ob sie bei oberflächlicher Lagerung unmittelbar mit der äußeren Atmosphäre im Kontakt ist. In beiden Fällen müssen die Gase durch imbibierte Membranen passieren, der Gasaustausch

kann also nur auf diosmotischem Wege vor sich gehen. Nachdem wir aber das Durchlüftungssystem als einen integrierenden Bestandteil des Pflanzenleibes ansehen, so müssen wir, wenn von dem Modus des Gasaustausches gesprochen wird, die Pflanze als Ganzes betrachten; wir können dann, wenn das Durchlüftungssystem Ausführungsgänge, Pneumathoden besitzt, zwei Arten des Gasaustausches unterscheiden: einen osmotischen und einen freien Gasdurchgang[1]).

Dieser letztere wird in der Regel durch Diffusion erfolgen, so vor allem beim Atmungs- und beim Assimilationsgaswechsel; er kann aber auch auf Massenbewegung, auf Filtration beruhen, wenn sich in der äußeren Atmosphäre Temperatur- oder Druckschwankungen geltend machen, oder wenn bei Biegungen der Pflanzenteile durch den Wind die Weite der Durchlüftungsräume Veränderungen erleidet. Dasselbe gilt für die Bewegung der Gase in den Durchlüftungsräumen selbst.

Man war früher auf Grund der Versuche von Boussingault, Mangin u. a. geneigt anzunehmen, daß in von atmosphärischer Luft umspülten Pflanzenorganen, speziell in Laubblättern, der Gaswechsel nicht nur durch das Durchlüftungssystem und seine Ausführungsgänge vermittelt werde, sondern daß infolge der Durchlässigkeit der cuticularisierten Zellwände für Kohlensäure und Sauerstoff auch der diosmotische Durchtritt dieser Gase durch die Epidermis für den normalen Gaswechsel von Bedeutung sei. Durch die neueren Untersuchungen von Stahl und Blackman ist aber festgestellt worden, daß dieser cuticulare Assimilations- und wohl auch der Atmungswechsel gegenüber dem stomatären Gaswechsel, der durch Ausgangsöffnungen des Durchlüftungssystems vermittelt wird, unter den in der freien Natur gegebenen Verhältnissen fast gar nicht in Betracht kommt. Es herrscht hier in dieser Beziehung ein ähnliches Verhältnis, wie zwischen cuticularer und stomatärer Transpiration (vgl. S. 139). Dadurch gewinnt das Durchlüftungssystem mit seinen Ausgangsöffnungen für die von atmosphärischer Luft umgebenen Teile der Landpflanzen eine erhöhte Bedeutung.

Die submers oder in nassem Erdreich vegetierenden Pflanzenorgane sind in bezug auf ihren Gaswechsel entweder darauf angewiesen, daß ihr Durchlüftungssystem mit jenem anderer Organe in Verbindung steht, welche von Luft umgeben sind und Pneumathoden besitzen oder sie unterhalten mit dem umgebenden Medium einen direkten Gaswechsel, dessen Langsamkeit die Ausbildung großer Luftreservoire im Innern der betreffenden Pflanzenorgane notwendig macht.

Das Durchlüftungssystem besteht in der Regel nur aus lufterfüllten Interzellularräumen, die ein zusammenhängendes System bilden und ihrer Funktion entsprechend alle übrigen Gewebesysteme, die auf einen Gaswechsel der Atmung oder spezieller Aufgaben halber Anspruch erheben, durchziehen und durchdringen. Dazu kommen dann die mannigfach gebauten Ausgangsöffnungen des Systems, die Pneumathoden. — In der Mehrzahl der Fälle stellt sich also jedes Gewebe, wie z. B. das Assimilationsgewebe, seine erforderlichen Durchlüftungsräume durch Auseinanderweichen der Zellen selbst her. In gewissen Fällen dagegen, namentlich dann, wenn es sich um die Ausbildung größerer Luftreservoire handelt, wird die Herstellung interzellularer Durchlüftungsräume zur

alleinigen Aufgabe, oder wenigstens zur Hauptfunktion einer ganz bestimmten Gewebeart, die man als Durchlüftungsgewebe oder Aerenchym bezeichnen kann.

II. Die Durchlüftungsräume und Durchlüftungsgewebe.

A. Die Form und Wandbeschaffenheit der Durchlüftungsräume.

Damit die Durchlüftungsräume der Pflanze ihren Zweck erfüllen, müssen sie vor allem ein zusammenhängendes System bilden. Die Verteilung dieses Systems ist im allgemeinen eine solche, daß jede Zelle des zu durchlüftenden Gewebes an lufterfüllte Interzellularräume grenzt. Im übrigen richtet sich sowohl die Verteilung der Durchlüftungsräume, wie auch ihre quantitative Ausbildung ganz nach den Bedürfnissen und Funktionen der betreffenden Gewebe und Pflanzenteile.

Im allgemeinen können die Durchlüftungsräume in Form von Kanälen, Lücken und Spalten ausgebildet sein.

Im gewöhnlichen Parenchym mit isodiametrischen Zellen bilden die Interstitien enge Kanäle, die längs der abgerundeten Zellkanten verlaufen und so ein engmaschiges, allseits sich ausbreitendes Netzwerk vorstellen. Im Palisadengewebe grenzt jede Zelle an mehrere ihrer Längsachse parallel verlaufende Kanäle, die an der Grenzfläche zweier Palisadenzellschichten miteinander kommunizieren. Wenn gestreckte Zellen reihenweise hintereinander liegen, dann kommen häufig sehr lange, längs der Zellkanten verlaufende Luftkanäle zustande, wie z. B. im Laubblatte von Elodea canadensis, Galanthus nivalis, Leucojum aestivum und in der inneren primären Rinde vieler Wurzeln. Wenn diese das Organ der Länge nach durchziehenden Kanäle besonders weit sind, so bilden sie jene großen Luftgänge, die bei so vielen Sumpf- und Wasserpflanzen sämtliche vegetativen Organe durchziehen.

In Form von kommunizierenden Lücken treten die Durchlüftungsräume hauptsächlich im Schwammparenchym der Laubblätter auf. Die einzelnen Zellen sind meist von mehrarmiger Gestalt, und da sie bloß mit den Enden ihrer armförmigen Aussackungen in wechselseitiger Verbindung stehen, so kommt ein System von lückenförmigen Hohlräumen zustande. Den Luftgängen analog sind die großen polyedrischen Luftkammern, wie solche z. B. in den Blättern von Pistia, Pontederia und in den Wasserlinsen vorhanden sind.

Wenn die Durchlüftungsräume Spalten bilden, so können diese, sowie die Kanäle und Lücken, entweder zwischen den einzelnen Zellen auftreten oder ganze Gewebelamellen voneinander trennen. Ersteres ist z. B. in den Blättern verschiedener Myrtaceen der Fall, ferner bei Scirpusarten und bei Cladium Mariscus. In den Blättern der letztgenannten Pflanze grenzen die tafelförmigen Chlorophyllzellen mit ihren quergestellten Grundflächen größtenteils an Interzellularspalten und stehen hier nur mittels kleiner runder Felder in wechselseitiger Berührung. In Form von größeren Interzellularspalten tritt das Durchlüftungssystem häufig im Assimilationsgewebe auf, z. B. in den Blättern von Pinus, Abies und Cryptomeria; ferner in vielen Monokotylenblättern.

Wenn auch die Ventilationsräume der Pflanzen häufig ganz isolierte Gänge, Lücken oder Spalten zu bilden scheinen, so sind doch in den allermeisten Fällen offene Kommunikationswege vorhanden, die einen freien Gasaustritt aus dem einen Raum in den anderen hinüber gestatten. Freilich sind diese Verbindungskanäle oft sehr eng und entziehen sich leicht der Beobachtung.

Die an die Interzellularräume angrenzenden Wandungsteile der betreffenden Zellen sind in der Regel dünn und nur in unmittelbarer Nähe der Pneumathoden, speziell der Spaltöffnungen, nicht selten von einer Cuticula überzogen. Weit allgemeiner ist die Auskleidung der Interzellularen mit einer durch Spaltung der Mittellamellen entstandenen ganz dünnen Schicht von Pektinstoffen, aus denen auch die im Parenchym der Blattstiele zahlreicher Farne von Luerssen[2]) beobachteten Warzen und Stäbchen bestehen, die mehr oder minder weit in die Interzellularen hineinragen oder diese auch ganz durchqueren.

B. Die Beziehungen zwischen Ausbildung und Funktion der Durchlüftungsräume und -gewebe.

1. Die Beziehungen zur Atmung. Am klarsten werden sich die Beziehungen zwischen der Ausbildung des Durchlüftungssystems und dem Atmungsprozeß natürlich in nichtgrünen oder wenigstens chlorophyllarmen Geweben und Organen aussprechen, weil ihr Gaswechsel ausschließlich oder doch vorwiegend ein Atmungsgaswechsel ist. Energisch atmende Pflanzenteile sind zwar stets mit einem wohl ausgebildeten Durchlüftungssystem versehen, doch läßt sich eine durchgreifende Proportionalität zwischen der Energie der Atmung und der quantitativen Ausbildung der Durchlüftungsräume nicht nachweisen.

In jungen, rasch wachsenden und deshalb auch energisch atmenden Pflanzenteilen sind die luftführenden Interzellularräume schon zu einer Zeit entwickelt, in der die eigentliche Gewebedifferenzierung noch lange nicht begonnen hat. In manchen Fällen, besonders bei Wurzeln, reichen die Durchlüftungskanäle bis tief in das Urmeristem der Vegetationsspitzen hinein (Fig. 18). Zuweilen hat das Atmungsbedürfnis noch jugendlicher Pflanzenorgane spezielle Anpassungen im Gefolge. Ein interessantes Beispiel bilden in dieser Hinsicht die noch jungen, eingerollten Blattwedel eines in feuchten Waldschluchten Westjavas nicht seltenen Farnes, Nephrodium stipellatum Hk., welche mit einer mehrere Millimeter dicken Schleimschicht überzogen sind[3]). Der Schleim wird von kurzen Köpfchenhaaren abgesondert und stellt wahrscheinlich eine Schutzeinrichtung vor. Da die dicke Schleimschicht die Atmung der jungen, wachsenden Blattwedel stark behindern würde, so wird sie stellenweise von pfriemen- oder zäpfchenförmigen, bis zu 5 mm langen Atmungsorganen durchbrochen, die im oberen Teile des eingerollten Blattes neben den Insertionsstellen der Fiederblattstiele entstehen, am unteren, unbelaubten Teile des Wedelstieles in zwei Längsreihen angeordnet und mit schildförmigen Anhängseln von noch zweifelhafter Funktion versehen sind. Schon die weiße Farbe dieser »Atemzäpfchen« deutet auf ihren spongiösen Bau hin; sie bestehen aus einem schwammzellähnlichen Aerenchym mit großen Durchlüftungsräumen, die durch überaus zahlreiche Spaltöffnungen mit der äußeren Atmosphäre kommunizieren. Die Wände des Aerenchyms sind mit sehr zahlreichen knötchen- und kurz-stäbchenförmigen

Verdickungen versehen, welche in die Interzellularräume hineinragen. Da diese letzteren mit den Durchlüftungskanälen des Wedelstieles in direkter Verbindung stehen, so kann über die Bedeutung der geschilderten Organe als Atemzäpfchen wohl kein Zweifel herrschen.

Die gleiche Funktion dürfte, in vielen Fällen wenigstens, der schon von Crüger beobachteten, in neuerer Zeit von Raciborski[4]) genauer beschriebenen »Vorläuferspitze« zukommen. Dieses eigentümliche Organ tritt an der Spitze noch ganz junger Laubblätter von Lianen und auch anderer Pflanzen auf und stellt ein zipfelförmiges Anhängsel der Blattlamina vor, das von dieser zuweilen durch eine seichte Einschnürung getrennt ist. Die zahlreichen Spaltöffnungen, die es trägt, deuten darauf hin, daß es ein Atmungsorgan und überhaupt ein Organ zur Vermittelung des Gasaustausches der jugendlichen Lamina vorstellt, solange sich diese noch im embryonalen Zustande befindet. In manchen Fällen scheint es als Sekretionsorgan, speziell für Wasserausscheidung, zu dienen.

Über das Aerenchym der »Atemwurzeln« verschiedener Sumpf- und Wasserpflanzen wird des Zusammenhanges halber erst weiter unten gesprochen werden.

2. Die Beziehungen zur Assimilation. In den mit einer typischen Epidermis versehenen Assimilationsorganen der Landpflanzen erfolgt der Gasaustausch des Assimilationsgewebes, die Aufnahme der Kohlensäure und Ausscheidung des Sauerstoffs so gut wie ausschließlich vermittels des Durchlüftungssystems. Auch die unmittelbar unter der Epidermis gelegenen Palisadenzellen beziehen die Kohlensäure aus den angrenzenden Interzellularräumen und nicht durch Vermittelung der Epidermis. Aus diesem Grunde grenzen die Assimilationszellen stets mit einem Teil ihrer Wandungen an Durchlüftungsräume; im Palisadengewebe sind dies mehr oder minder breite Streifen der Längswände, an denen häufig die Chlorophyllkörner sitzen, während die Fugenwände davon entblößt sind. Diese Bevorzugung der an die Interzellularen grenzenden Wandungsteile seitens der Chloroplasten läßt sich schon an den subepidermalen Palisadenzellen ebenso deutlich beobachten, wie an den tiefer liegenden Schichten, und ist somit ein histologischer Beweis für die Richtigkeit der von Stahl und Blackman[5]) auf experimentellem Wege gefundenen Tatsache, daß das Assimilationsgewebe in bezug auf seinen Gaswechsel unter normalen Verhältnissen ganz auf das Durchlüftungssystem angewiesen ist. Von Stahl wurde dieser Satz auf die Weise festgestellt, daß er die spaltöffnungenführende Unterseite der betreffenden Laubblätter (Prunus Padus, Ribes petraeum, Lonicera tatarica, Philadelphus coronarius, Impatiensarten) teilweise mit Kakaowachs verklebte und so die Zufuhr von Kohlensäure durch das Durchlüftungssystem unmöglich machte. Nach mehrstündiger Besonnung des Blattes wurde die Sachssche Jodprobe (vgl. S. 271) vorgenommen, bei welcher die mit Kakaowachs überzogene Blatthälfte eine gelbe Färbung annahm, also stärkefrei war, während die nicht bestrichene Blatthälfte infolge ihres Stärkereichtums eine intensiv schwarzblaue Färbung zeigte. Wenn die unterseits vollständig mit Kakaowachs bestrichenen Blätter auf der Oberseite geritzt werden, so daß durch die Wunde eine offene Kommunikation des Durchlüftungssystems mit der äußeren Atmosphäre hergestellt wird, so ist nach mehrstündiger Besonnung rings um die Wunde herum ein bedeutender Stärkegehalt des Assimilationsgewebes nachzuweisen. Dabei zeigt sich, daß, wenn die schwächeren Gefäßbündel des Blattes mit der beiderseitigen Epidermis durch

Leitparenchym verbunden sind, die Stärkebildung bloß bis zu den nächsten Blattnerven heranreicht, die demnach wie Dämme eine weitere Ausbreitung der Kohlensäure im Durchlüftungssystem verhindern.

Indem die Interzellularräume des Assimilationssystems häufig als hemmende Schranken dienen müssen, um die Auswanderung der Assimilationsprodukte in unvorteilhaften Richtungen unmöglich zu machen (vgl. S. 263), so ist diese Nebenfunktion der Durchlüftungsräume für ihre Anordnung im assimilierenden Gewebe von hervorragender Bedeutung. Die so häufig wiederkehrende Neigung, Querspalten zu bilden, durch welche die auswandernden Assimilationsprodukte verhindert werden, sofort die Längsrichtung durch das Blatt einzuschlagen, ist im Grunde nichts anderes, als ein Ausdruck des im Bau des Assimilationssystems zur Geltung kommenden Prinzips der möglichst raschen Stoffableitung, welches seine Herrschaft auch über das Durchlüftungssystem ausdehnt.

3. Die Beziehungen zur Transpiration. Wenn auch dem Transpirationsstrom als Vehikel für den Transport der Nährstoffe, welche die grüne Landpflanze aus dem Boden aufnimmt, nicht jene fundamentale Bedeutung zukommt, die ihm seitens verschiedener Pflanzenphysiologen zugeschrieben wird, so läßt sich doch nicht leugnen, daß die Transpiration in jenen Klimaten, wo eine mehr oder minder ausgiebige Transpiration ohne die stets drohende Gefahr des Welkens und Austrocknens möglich ist, eines der Mittel vorstellt, durch die die Pflanze eine Beschleunigung ihres Nährstofftransportes erzielt. In diesem Falle wird man daher unter Umständen auch Einrichtungen im inneren Bau der transpirierenden Organe, vor allem der Laubblätter, erwarten dürfen, welche die Transpiration begünstigen. Solche Einrichtungen werden sich vor allem im Bau des Durchlüftungssystems zeigen, dessen quantitative Ausbildung der Transpiration halber eine Steigerung erfahren kann, welche überflüssig wäre, wenn für die Ausbildung der Durchlüftungsräume nur der Assimilations- und Atmungsgaswechsel in Betracht käme. Im typisch gebauten dorsiventralen Laubblatt ist es vor allem das Schwammparenchym, das, abgesehen von seinen sonstigen Aufgaben (vgl. S. 267), als Transpirationsgewebe fungiert, weil die größte Menge des vom ganzen Blatt ausgeschiedenen Wasserdampfes auf Rechnung dieses mit Interzellularräumen so reichlich ausgestatteten Gewebes zu setzen ist. — Anpassungen seitens der Pflanze an trockeneres oder feuchteres Klima machen sich deshalb sofort in der Ausbildung des Schwammparenchyms bemerkbar. Je mehr die Pflanze, um der Gefahr der Austrocknung zu entgehen, ihre Transpiration herabzusetzen genötig ist, desto kleiner werden die Luftlücken des Schwammparenchyms, desto geringer wird auch seine Mächtigkeit. Auf diese Weise verringert sich im Innern der Laubblätter die transpirierende Oberfläche, wobei auch häufig eine Verringerung der äußeren Oberfläche der transpirierenden Organe nebenhergeht. — Wenn andererseits durch die klimatischen Verhältnisse die Intensität der Transpiration sehr herabgesetzt wird, wie z. B. an feuchten, schattigen Standorten, dann ist es für die Pflanze angezeigt, ihr Transpirationsgewebe recht mächtig auszubilden. Von diesem Gesichtspunkte sind wohl in erster Linie, wie auch Areschoug[6]) hervorhebt, jene Fälle des Blattbaues zu beurteilen, in denen das ganze Mesophyll des Blattes aus Schwammparenchym besteht.

Wenn in der Mehrzahl der Fälle die verschiedene quantitative Ausbildung

des Durchlüftungssystems ausreicht, um eine Steigerung oder Verringerung der Transpiration zu erzielen, so gibt es doch einzelne Fälle, in denen die Anpassung an trockenes Klima sogar zu einer ganz eigenartigen Anordnung und Verteilung der Interzellularräume führt.

In der Regel grenzen die Palisadenzellen des Laubblattes an Längskanäle, welche in die Durchlüftungsräume des Schwammparenchyms münden und wegen der Kürze des Weges einen verhältnismäßig raschen Gasaustausch ermöglichen. Bei verschiedenen australischen Pflanzen (Hakea, Restio, Kingia), ferner bei Olea europaea u. a., treten statt der Längskanäle gürtelförmig um die Zellen herumlaufende Interzellularräume auf, die nur parallel der Oberfläche des Blattes, nicht aber in radialer Richtung miteinander kommunizieren. Von Tschirch[7]) wurde darauf hingewiesen, daß bei solcher Anordnung der Durchlüftungsräume der Wasserdampf, um vom Innern des Blattes nach außen zu gelangen, offenbar einen weit längeren Weg zurücklegen muß, indem er statt in gerader oder in wenig gewundener Linie in Zickzackbahnen das Gewebe durchzieht.

4. Die Durchlüftungseinrichtungen der Sumpf- und Wasserpflanzen. Wenn wir zunächst die vollständig submersen Wasserpflanzen ins Auge fassen, so sind dieselben gleich den mit Kiemen versehenen Wassertieren auf jenen osmotischen Gasaustausch mit dem umgebenden Medium angewiesen, der durch die spaltöffnungsfreie Oberfläche der betreffenden Organe vermittelt wird. Dieser Gaswechsel ist an und für sich ein sehr langsamer, und so sehen wir, daß die submersen Wasserpflanzen dem daraus entspringenden Nachteil auf zweierlei Weise begegnen.

In direkter Weise durch Vergrößerung der äußeren Oberfläche, was sich durch die so häufige Zerteilung der Blätter in feine Zipfel (Myriophyllum), bei Ouvirandra fenestralis durch die gitterartige Durchbrechung der Blattspreiten, in anderen Fällen durch Ausbildung zwar ungeteilter, aber sehr dünner Laubblattspreiten äußert (Elodea canadensis). Eine streng lokalisierte Oberflächenvergrößerung behufs Erleichterung und Beschleunigung des Gaswechsels, wodurch ein Analogon zu den tierischen Kiemen zustande kommt, hat Goebel[8]) an den Keimpflanzen von Euryale und Victoria beobachtet. Um die verkümmerte Hauptwurzel von Euryale herum tritt ein vierarmiges, verzweigtes, mit Haaren besetztes »Kiemenorgan« auf, welches zugrunde geht, sobald die Keimpflanze selbst ins Wasser herausgetreten ist; die Annahme Goebels, daß dieses Organ zur Sauerstoffaufnahme während der Keimung diene, hat jedenfalls viel für sich, wenn sie auch experimentell nicht begründet ist.

Auf indirekte Weise wird der Langsamkeit des osmotischen Gasaustausches bei submersen Pflanzen durch Ausbildung großer Lufträume begegnet; es wird eine »innere Atmosphäre« geschaffen, mit der die verschiedenen Gewebe einen lebhaften Assimilations- und Atmungsgaswechsel unterhalten. In ersterer Hinsicht kommt in Betracht, daß die Kohlensäure aus dem umgebenden Wasser leichter in die Pflanze eindringt, als der langsamer diffundierende Sauerstoff austritt, und daß deshalb eine Erleichterung des Assimilationsgaswechsels gegeben ist, wenn der Austritt größerer Sauerstoffmengen in große innere Lufträume möglich wird. In der Tat dringt aus den Schnittflächen assimilierender Sprosse von Myriophyllum, Ceratophyllum u. a. ein sauerstoffreicher Blasenstrom hervor, der in der Pflanzenphysiologie schon längst zur Demonstration der

Kohlensäureassimilation benutzt wird. Was andererseits den Atmungsgaswechsel betrifft, so ist es wieder von Vorteil, wenn bei der langsamen Diosmose des im umgebenden Wasser gelösten Sauerstoffs den atmenden Pflanzenteilen ein inneres Sauerstoffreservoir zu Gebote steht, welches sie überdies von Schwankungen im Sauerstoffgehalt des umgebenden Mediums bis zu einem gewissen Grad unabhängig macht.

Je größer diese inneren Luftreservoire sind, desto weniger werden natürlich die betreffenden Pflanzen unter den Schwierigkeiten des direkten Gasaustausches mit dem umgebenden Wasser zu leiden haben.

Nicht nur die submersen Wasserpflanzen, auch die Vegetationsorgane der Schwimmgewächse, ferner die aus dem Wasser hervorragenden Teile der Sumpfpflanzen sind zumeist mit größeren Lufträumen ausgestattet, als die gewöhnlichen Landpflanzen. So hat z. B. schon Unger gefunden, daß die lufterfüllten Interzellularen im Blatte von Pistia texensis, einer Schwimmpflanze, 71,3 Volumprozente betragen, während sie in den Blättern von Brassica Rapa bloß 17,5, von Begonia manicata 6,6 Volumprozente ausmachen. Obgleich die von atmosphärischer Luft umspülten Teile dieser Wasserpflanzen mit Spaltöffnungen versehen sind, sich in bezug auf den Gaswechsel demnach genau so wie typische Landpflanzen verhalten, so erscheint es doch begreiflich, daß auch sie mit großen Lufträumen versehen sind. Ihre Organisation ist eben auch für zeitweises Untergetauchtsein bei höherem Wasserstand oder heftigem Wellenschlag eingerichtet, wozu noch die häufigere Gefahr einer zeitweisen kapillaren Verstopfung der Spaltöffnungen mit Wasser kommt. Bei Schwimmpflanzen haben die Lufträume überdies auch die Aufgabe, durch Verringerung des spezifischen Gewichtes die Schwimmfähigkeit zu ermöglichen.

Die Herstellung der großen Durchlüftungsräume der Sumpf- und Wasserpflanzen wird häufig einem parenchymatischen Gewebe übertragen, das seiner Hauptfunktion zufolge als Aerenchym[9]) oder Luftgewebe zu bezeichnen ist. Schon die einschichtigen Parenchymlamellen, welche die Luftkammern und Luftkanäle in den Stengeln von Potamogeton- und Myriophyllumarten, von Papyrus, Scirpus lacustris, in den Sprossen von Lemna, in den Blattstielen von Pontederia crassipes, Trapa natans, der Nymphaeaceen u. a. als Zwischenwände begrenzen, können zum Aerenchym gerechnet werden. Diesem lamellösen Durchlüftungsgewebe steht das spongiöse gegenüber, mit welchem es übrigens durch mancherlei Übergangsformen verbunden ist. Es ist besonders schön in den sogenannten Atemwurzeln verschiedener Sumpf- und Mangrovepflanzen ausgebildet, denen nach den Untersuchungen von Goebel, Jost, Schenck und Karsten[10]) die Aufgabe zukommt, die submersen und namentlich die in sauerstoffarmem Schlamm vegetierenden Teile der Pflanze, denen sie entspringen, mit den zur Atmung nötigen Sauerstoffmengen zu versehen. Zu diesem Behufe wachsen die negativ geotropischen Atemwurzeln vertikal aufwärts und ragen mehr oder minder hoch in die Luft empor. Indem hier ihr Durchlüftungssystem durch Pneumathoden mit der äußeren Atmosphäre kommuniziert, sind sie imstande, für die Zufuhr von Sauerstoff zu den vorhin genannten Organen zu sorgen. Solche Atemwurzeln kommen z. B. bei Sonneratia, Avicennia, Laguncularia, Saccharum officinarum, bei verschiedenen Palmen, Pandaneen u. a. vor. Mit besonders mächtig

und regelmäßig ausgebildetem Aerenchym sind die Atemwurzeln verschiedener Jussiaeaarten ausgerüstet, die namentlich Schenck genauer studiert hat. Das aus der primären Rinde hervorgegangene Luftgewebe besteht hier aus konzentrisch angeordneten Zellschichten; die Mehrzahl der Zellen jeder Lage wächst in radialer Richtung zu einem langen Arm aus, und zwischen diesen Zellarmen sind große lufterfüllte Interzellularräume vorhanden, die in ihrer Gesamtheit einen einzigen mantelförmigen Luftraum bilden (Fig. 166). Die den einzelnen Zellschichten entsprechenden Luftmäntel stehen in radialer Richtung durch Interzellularräume miteinander in Verbindung, welche zwischen den in tangentialer Richtung verbreiterten Zellpartien auftreten. Auf dem radialen Längsschnitte zeigt also jede Zelle die Gestalt eines liegenden ⊢, wobei der horizontale Balken dem den Luftmantel durchziehenden Zellarme, der vertikale dagegen dem verbreiterten Teile der Zelle entspricht. Die radial ungestreckt bleibenden Zellen bilden tangentiale Verbindungsbalken. Die Epidermis der Atemwurzel samt der ungestreckt bleibenden subepidermalen Zellage zerreißt frühzeitig und geht zugrunde, so daß die Durchlüftungsräume direkt an das Wasser grenzen.

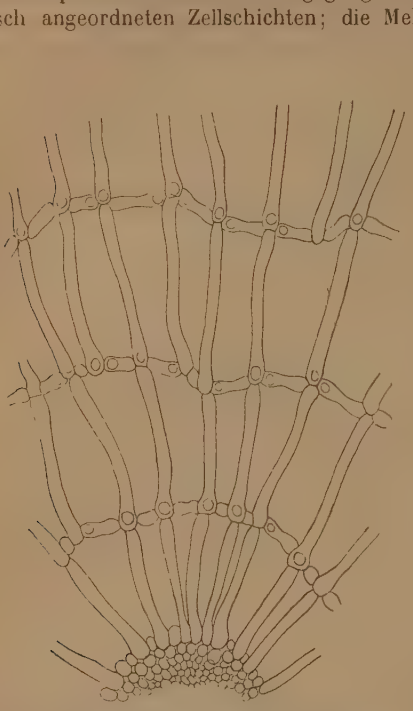


Fig. 166. Aerenchym einer Atemwurzel von Jussiaea peruviana (Querschnitt). Nach Schenck.)

Die Aerenchymzellen enthalten, wie auch in anderen Fällen, niemals Luft, sondern einen zarten Plasmaschlauch mit Zellkern und winzigen Leukoplasten, sowie wässerigen Zellsaft.

Bei den Jussiaeaarten und anderen Onagraceen und Lythraceen besitzen auch die Schwimmwurzeln und die submersen Stengelteile ein Aerenchym von ähnlichem Bau, wie es soeben beschrieben wurde. Es geht teils aus der primären Rinde, teils aber aus einem Meristemmantel hervor, der entwickelungsgeschichtlich dem Phellogen homolog ist. Die gleiche Entstehungsweise zeigt, wie schon Rosanoff nachwies, das Aerenchym der im Wasser wachsenden Stengelteile von Desmanthus natans.

Einem anderen Typus des Aerenchyms gehört das vielarmige Filzgewebe in den Luftgängen verschiedener Cyperaceen, besonders Scirpusarten, an, welches aber auch eine mechanische Rolle als Aussteifungseinrichtung zur Erhaltung der Querschnittsform des ganzen Organs und der Wegsamkeit der Luftkanäle spielt. (Vgl. S. 170.)

5. Die Bedeutung der Diaphragmen und der »inneren Haare«. Den die Luftgänge fächernden, ein- bis mehrschichtigen Aerenchymplatten, den Diaphragmen, kommt neben der schon an früherer Stelle erwähnten Bedeutung als Aussteifungsplatten auch noch eine andere Aufgabe zu, die mit der Durchlüftung in unmittelbarem Zusammenhang steht. Da die Diaphragmen stets mehr oder minder lakunös gebaut sind, so verhindern sie nicht im geringsten die Bewegung der Gase in der Längsrichtung der Kanäle; im Halme vom Papyrus stellen sie sogar eine Kommunikation der seitlich benachbarten Luftgänge her, indem sie sich quer durch mehrere Gänge erstrecken. Während nun die Diaphragmen für Luft in hohem Grade wegsam sind, stellen sie, wie Goebel gezeigt hat, dem Durchtritt von Wasser einen bedeutenden Widerstand entgegen. Es gelingt erst bei länger andauerndem, höherem Druck, die Lufträume mit Wasser zu injizieren. Die Diaphragmen werden also, wenn die Pflanze von hinten her abstirbt oder mechanisch verletzt wird, das Eindringen von Wasser in die Durchlüftungsräume wirksam verhüten; das Wasser wird bloß bis zum nächsten Diaphragma vordringen können. Von diesem Gesichtspunkt aus ist offenbar auch der kammerige Bau des Durchlüftungssystems in den bauchigen Auftreibungen der Blattstiele von Pontederia crassipes, Trapa natans, in den Sprossen der Lemnen u. a. zu betrachten. Die wasserdichten Kammerwände haben nebenher, so wie die Diaphragmen, auch eine mechanische Bedeutung.

In den Luftgängen solcher Pflanzen, denen Diaphragmen ganz oder teilweise fehlen, kommen interzellulare Haare vor, deren mechanische Bedeutung schon durch den Umstand, daß sie die Diaphragmen vertreten, wahrscheinlich gemacht wird[11]). Auch ihre Derbwandigkeit, ihre oft H- oder X-förmige Gestalt und ihre Anordnung stimmen damit überein (Nymphaeaceen, Aroideen, Rhizophora, Pilularia u. a.). Bei Nymphaeaarten ragen in die Luftgänge der Blatt- und Blütenstiele von den die Kanten der Gänge bildenden Zellreihen verzweigte »Sternhaare« hinein, deren verdickte Wände nach außen vorspringende, stumpfwarzenförmige Verdickungen besitzen. Letztere kommen durch Einlagerung kleiner Kalkoxalatkristalle zustande. Die Höhenabstände zwischen den einzelnen Sternhaaren sind nicht bedeutend. Die das lamellöse Parenchym bestimmter Aroideen (Monstera, Tornelia, Heteropsis, Pothos usw.) durchziehenden Haare sind bastzellähnlich, vielfach verästelt und oft mit hakenförmigen Enden versehen. Ihrer mechanischen Wirksamkeit nach dürften sich diese Haare dem Filzgewebe der Scirpusarten anreihen.

Eine eigenartige Funktion schreibt Westermaier[12]) den schwach bogig gekrümmten oder lang S-förmigen Haarzellen zu, die im Aerenchym der im Schlamm befindlichen horizontalen unteren Teile der Atemwurzeln von Sonneratia acida vorkommen. Die Atemwurzeln dieses Mangrovebaumes sind dem Wechsel von Ebbe und Flut, und damit einem wechselnden Wasserdruck ausgesetzt. Bei steigendem Druck wird das Aerenchym zusammengepreßt und derart die kohlensäurereiche Luft ausgetrieben. Bei sinkendem Druck dehnt sich das Aerenchym dank der Elastizität jener federnden Haarzellen wieder aus, und sauerstoffreiche Luft wird eingesogen. So liegt hier nach Westermaier ein »wahrer Atmungsmechanismus mit Inspiration und Exspiration« vor. Ein experimenteller Beweis für die Richtigkeit dieser gewiß sehr ansprechenden Vermutung ist allerdings nicht erbracht worden.

Zum Schluß muß noch darauf hingewiesen werden, daß lufterfüllte Interzellularräume in der Pflanze nicht immer nur Durchlüftungszwecken dienen. Wenn biegungsfeste Stengelteile von einem einzigen großen Luftgange durchzogen werden, wie z. B. in den Grashalmen, im Blütenschafte von Leontodon, in Alliumblättern usw., so erklärt sich dieser hohlzylindrische Bau vom Standpunkte des mechanischen Prinzips, und der Luftgang hat in erster Linie mit der Durchlüftung nichts zu schaffen. Auf die Bedeutung von Luftspalten im Assimilationssystem für das Prinzip der Stoffableitung auf möglichst kurzem Weg ist schon früher hingewiesen worden. Ebenso wurde schon früher betont, daß in Schwimmpflanzen die Luftkammern und sonstigen Durchlüftungsräume auch die Schwimmfähigkeit zu bewirken haben. In den Frucht- und Samenschalen verschiedener Strandpflanzen, die durch Meeresströmungen verbreitet werden, ist häufig ein mit lufterfüllten Interzellularen versehenes Schwimmgewebe vorhanden, das ausschließlich als solches fungiert (vgl. den XI. Abschnitt). Endlich dient in weißen Blumenblättern und anderen Schauapparaten das System der lufterfüllten Interzellularräume neben der Durchlüftung auch einer rein ökologischen Aufgabe, der Herstellung der weißen Lockfarbe, die durch totale Reflexion des Lichtes erzielt wird.

III. Die Ausgänge des Durchlüftungssystems.

Damit das Durchlüftungssystem mit der äußeren Atmosphäre in direkter Kommunikation stehe und ein freies Aus- und Einströmen von Gasen erfolgen könne, müssen die Hautgewebe an bestimmten Stellen durchbrochen sein, das Durchlüftungssystem muß offene Ausführungsgänge, Pneumathoden[13]), besitzen. Es sind dies in der Epidermis die Spaltöffnungen (Stomata), im Periderm die Lenticellen (Rindenporen) und schließlich die eigenartigen Pneumathoden verschiedener Luftwurzeln.

A. Die Spaltöffnungen.

1. Bau und Mechanik des Spaltöffnungsapparates[14]).

Die epidermalen Ausführungsgänge des Durchlüftungssystems werden nicht von gewöhnlichen Epidermiszellen begrenzt, sondern — wenn wir die Pneumathoden der Moose vorläufig außer acht lassen — von zwei eigenartig gebauten Schließzellen, die den Spaltöffnungsapparat im engeren Sinne des Wortes bilden. Sehr häufig zeigen auch die an die Schließzellen seitlich angrenzenden Epidermiszellen als »Nebenzellen« eine abweichende Beschaffenheit, und ebenso können auch die Nachbarzellen des unter der Spaltöffnung gelegenen Interzellularraums, der Atemhöhle, besondere Form- und Struktureigentümlichkeiten besitzen. Unter dem Spaltöffnungsapparat im weiteren Sinne verstehen wir dann die beiden Schließzellen samt den eben erwähnten Neben- und Nachbarzellen.

Alle normal funktionierenden Spaltöffnungen besitzen die Fähigkeit, sich behufs einer zweckentsprechenden Regulierung des Gasaustausches zu erweitern oder zu verengern, sich zu öffnen oder ganz zu schließen. Diese Fähigkeit wird

dadurch erreicht, daß die beiden die Spalte begrenzenden Schließzellen als ein zu diesem Zwecke speziell eingerichteter Schließ- und Öffnungsapparat fungieren. Bau und Mechanik dieses Apparates sind nicht in allen Fällen gleich. Es gibt verschiedene Typen von Spaltöffnungsapparaten, die aber insofern miteinander übereinstimmen, als sich die Mechanik des Öffnens und Schließens stets aus dem jeweiligen Bau der Schließzellen erklären läßt. Der Spaltöffnungsapparat ist nämlich, von wenigen Ausnahmen abgesehen, ein aktiv wirkender Apparat; die Schließzellen sind nicht etwa zwei bogig gekrümmten Stahlfedern vergleichbar, die beim Schließen durch äußere Kräfte passiv zusammengedrückt werden und sich beim Nachlassen dieses Druckes wieder elastisch krümmen und so auseinanderweichend die Spalte öffnen.

Ein typischer Spaltöffnungsapparat, wie er bei der Mehrzahl der Monokotylen und Dikotylen mit schwach gebauter Epidermis vorkommt, ist folgendermaßen gebaut. Die beiden nebeneinander liegenden Schließzellen sind von schlauchförmiger Gestalt, an ihren beiderseitigen Enden durch dünne Scheidewände voneinander getrennt, und lassen zwischen sich die eigentliche Spaltöffnung frei. Auf ihrer der Spalte zugekehrten Bauchseite besitzt jede Schließzelle stärkere Membranverdickungen als auf der meist zartwandigen Rückenseite. Gewöhnlich ist die Bauchwand mit zwei meist stark cutinisierten Verdickungsleisten versehen, welche der oberen und unteren Längskante entsprechen und auf dem Querschnitte mehr oder minder spitze, vorspringende Hörnchen bilden (Fig. 167). Diese beiderseitigen Leisten überdecken zwei Hohlräume, welche durch die Zentralspalte voneinander getrennt werden; der obere Hohlraum heißt Vorhof, der untere Hinterhof. Beide Höfe werden samt der sie trennenden Zentralspalte von den Bauchwandungen der Schließzellen begrenzt und stellen die ungleich weite, in der Mitte verengte Spalte vor. Den Eingang in den Vorhof nennt man die Eisodialöffnung, den Ausgang aus dem Hinterhof die Opisthialöffnung.

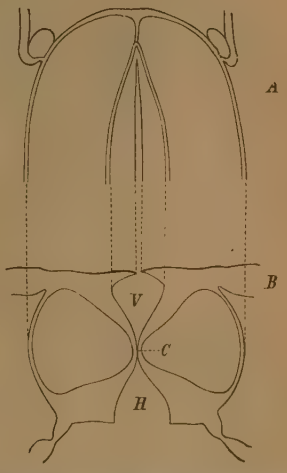


Fig. 167. Spaltöffnung von Narcissus biflorus. *A* Hälfte der Oberflächenansicht. *B* Querschnittsansicht; *V* Vorhof, *C* Zentralspalte, *H* Hinterhof.

Die Rückenwände der Schließzellen sind bei dem in Rede stehenden häufigsten Bautypus in ihrer ganzen Ausdehnung unverdickt und wölben sich meist konvex in das Lumen der benachbarten Epidermis- bzw. Nebenzellen vor.

Alle Spaltöffnungsapparate, die beim Spiel des Öffnens und Schließens in der Oberflächenansicht ihre Umrißform verändern, dürfen zwischen die starren Epidermisaußenwände nicht fest und unverrückbar eingeklemmt sein. Um die Beweglichkeit der Schließzellen auf der Rückenseite zu ermöglichen, tritt demnach zu beiden Seiten derselben in der äußeren Epidermiswand ein mehr oder weniger verdünnter Membranstreifen auf, der beim Öffnen und Schließen wie

ein Scharnier wirkt und von Schwendener, der zuerst darauf aufmerksam machte, als Hautgelenk bezeichnet wird. Bald ist es nur ein äußerst schmaler Streifen in der verdickten Außenwand (Prunus Laurocerasus, Myrtus communis, Allium Cepa, Fig. 168 *B*), bald eine etwas breitere Membranlamelle (Chlorophytum comosum, Fig. 168 *A*); bei den Cyperaceen repräsentiert die ganze dünne Außenwand der Nebenzelle das Hautgelenk. Im ersteren Fall ist bloß eine drehende Bewegung um die dünnste Stelle möglich, im letzteren Falle dagegen ist die Erweiterung der Spalte mit einer Auswärtskrümmung der dünnen Membranlamelle, der Verschluß der Spalte mit einer Streckung derselben verknüpft. — Bei manchen Pflanzen sind auch die Innenwände der Epidermiszellen, oder wenigstens jene der Nebenzellen des Spaltöffnungsapparates, mehr oder minder verdickt. In diesen Fällen sind nach meinen Beobachtungen auch die Epidermisinnenwände an jenen Stellen, wo sie an die Schließzellen grenzen, mit einem dünnen Membranstreifen versehen, den man gegenüber dem vorhin beschriebenen äußeren Hautgelenk als das innere Hautgelenk bezeichnen kann. Im

Fig. 168. Spaltöffnungen mit äußerem und innerem Hautgelenk (*H* und H_1). *A* von Chlorophytum comosum, *B* von Allium Cepa.

Laubblatt von Chlorophytum comosum, Clivia nobilis, Uropetalum serotinum und anderen Liliaceen ist das innere Hautgelenk als schmaler Membranstreifen sehr scharf differenziert (Fig. 168). Bei Linum usitatissimum, sowie bei den Bromeliaceen wird es von den stark ausgebauchten zarten Innenwänden der Nebenzellen gebildet.

Der Inhalt der Schließzellen zeichnet sich fast ausnahmslos durch den Besitz von Chlorophyllkörnern mit oft mächtigen Stärkeeinschlüssen aus. Der Zellkern des wohlentwickelten Protoplasten liegt namentlich in jüngeren Spaltöffnungsapparaten zumeist der Mitte der Bauchwand an.

Gehen wir nun zur Mechanik des soeben beschriebenen häufigsten Typus im Bau des Spaltöffnungsapparates über, so ist zunächst die unmittelbare Beobachtungstatsache festzustellen, daß, wenn sich die beiden Schließzellen bogig krümmen, die Spalte erweitert bzw. geöffnet, wenn sie sich wieder gerade strecken, die Spalte verengert bzw. geschlossen wird. Von dem Krümmungsausmaß der Schließzellen hängt also die Spaltenweite ab. Die zu beantwortende Hauptfrage lautet demnach: Wie kommt die Krümmung, wie die Geradestreckung der Schließzellen auf Grund ihres anatomischen Baues mechanisch zustande?

Für die Beantwortung dieser Frage war bereits durch H. von Mohls Untersuchungen der leitende Gesichtspunkt gewonnen worden. Dieser Forscher hat nämlich gezeigt, daß durch Einlegen der Präparate in reines Wasser die Spalten geöffnet und erweitert, durch Einlegen in Zuckerlösung dagegen verengert und geschlossen werden können. Damit war also erwiesen, daß bei der Mechanik des Öffnens und Schließens Turgorschwankungen eine maßgebende Rolle spielen. Doch erst Schwendener hat den Nachweis erbracht, daß es sich hierbei in erster Linie um Turgorschwankungen der Schließzellen handelt, und daß nur diese im Verein mit den eigenartigen Wandverdickungen jene Formveränderungen der Schließzellen hervorrufen, die das Öffnen und Schließen der Spalte bedingen. Um diese Formveränderungen genau präzisieren und aus ihnen jene Schlüsse ableiten zu können, die für das Verständnis der Mechanik des Apparates erforderlich sind, hat Schwendener bei verschiedenen Pflanzen, besonders bei Amaryllis formosissima, die Dimensionsverhältnisse der Spaltöffnungsapparate und ihrer einzelnen Teile im offenen und geschlossenen Zustande mikrometrisch genau gemessen; der Verschluß der Spalten wurde durch Glyzerinzusatz erzielt, wodurch die Schließzellen plasmolysiert, ihr Turgor aufgehoben wurde. In nachstehender Tabelle sind für eine Spaltöffnung von Amaryllis formosissima die von Schwendener ermittelten Maße in Mikromillimetern mitgeteilt.

	Spaltöffnung	
	mäßig offen	geschlossen
Breite einer Schließzelle	37	33
Vorhofweite	16	7
Zentralspalte	8	0
Gegenseitiger Abstand der Wandansätze*) . . .	40	34
Abstand der Wandansätze von der Rückenwand	19	16

Aus der Vergleichung der angeführten Werte ergibt sich, daß der ganze Spaltöffnungsapparat im geöffneten Zustande viel breiter als im geschlossenen ist. Andererseits erfährt die Länge des Apparates beim Übergang in die Öffnungsstellung keine nennenswerte Veränderung. Daraus geht unzweifelhaft hervor, daß das Volumen des Inhaltes einer Schließzelle bei offener Spalte größer ist als bei geschlossener. Es findet also beim Öffnen eine osmotische Wasseraufnahme und damit eine Steigerung des osmotischen Druckes statt, welche mit einer entsprechenden Zugspannung, bzw. Dehnung der Bauch- und Rückenwände verbunden sein muß. Natürlich wird sich dabei die dünnwandige Rückenseite stärker dehnen, als die mit Verdickungsleisten versehene Bauchseite; die Schließzelle muß sich entsprechend krümmen, und die Spaltöffnung wird weiter. Bei sinkendem Turgor wird sich die Zelle infolge der stärkeren Kontraktion der Rückenseite wieder geradestrecken und die Spalte schließen. Im großen und ganzen verhält sich also eine derartig gebaute Schließzelle wie ein kurzes Stück einer Kautschukröhre, deren Wandung auf einer Seite beträchtlich dicker ist, als auf der anderen; sobald man von innen Wasser oder Luft unter hohem Druck auf die Röhrenwandungen wirken läßt, kommt eine

*) Unter den Wandansätzen sind die Ansatzlinien der beiderseitigen Epidermiswände an die Schließzellen zu verstehen.

entsprechende Krümmung zustande. — Die Zweizahl der Verdickungsleisten ist aus verschiedenen Gründen vorteilhaft; so ist es einleuchtend, daß der ganze Mechanismus infolge der Fixierung zweier Längslinien regelmäßiger spielt, als wenn z. B. nur eine Leiste mitten auf der Bauchwand verlaufen würde. Außerdem ermöglicht der zarte Membranstreifen zwischen diesen beiden Leisten, daß sich die Bauchwand scharnierartig um die Mittellinie bewegen und demnach beim Schließen stark vorwölben kann. Die beiden Leisten der Schließzelle lassen sich demnach, wie Schwendener sagt, mit den festen Kartons einer halbgeöffneten Mappe vergleichen, und der zarte Membranstreifen der Bauchwand mit dem weichen Rückenleder dieser Mappe. Endlich ist noch als dritter Vorteil hervorzuheben, daß sich der Verschluß mit zarten, aneinander gepreßten Membranen vollständiger herstellen läßt, als mit dicken und verhältnismäßig starren Wandungen.

Die bei steigendem Turgor sich krümmenden Schließzellen haben natürlich den Gegendruck der angrenzenden und gleichfalls turgeszierenden Epidermiszellen zu überwinden. Wird dieser Gegendruck aufgehoben, wie dies am Rande von abgezogenen Epidermisstücken, wo die Zellen angeschnitten sind, der Fall ist, so nehmen die betreffenden Schließzellen eine noch stärkere Krümmung an.

Im offenen Zustande der Spalte muß natürlich der osmotische Druck im Innern der Schließzellen größer sein, als der der benachbarten Epidermis- bzw. Nebenzellen. Schwendener berechnet ihn unter bestimmten Voraussetzungen auf 5—10 Atmosphären.

Die Mechanik des vorstehend beschriebenen, häufigsten Typus des Spaltöffnungsapparates hat zur Voraussetzung, daß die Verdickungsleisten mit Rücksicht auf eine durch das Zentrum der Schließzelle und rechtwinkelig zur Blattfläche gelegte Ebene asymmetrisch angeordnet sind, d. h. daß sie auf der Bauchseite der Schließzellen auftreten. Nun gibt es aber auch eine Anzahl dikotyler Pflanzen, bei denen die Wandungen der Schließzellen meist so ansehnlich verdickt sind, daß die Lumina nur mehr enge, quergestellte Spalten vorstellen. Bei dieser Verdickungsweise fallen die Schwerpunkte der mächtigen, halbzylindrischen Verdickungsstreifen in die Medianebene der Schließzellen. Ihre Anordnung ist also eine symmetrische, und bei gesteigertem Turgor kann sich die Rückenseite nicht stärker ausdehnen als die Bauchseite. Die Krümmung der Schließzellen muß also auf andere Weise zustande kommen, vorausgesetzt, daß die betreffenden Spaltöffnungen überhaupt noch funktionsfähig sind, was aber nicht immer der Fall ist. Sie erfolgt vielleicht dadurch, daß die sich verlängernden Schließzellen seitens der ober- und unterseits angrenzenden Epidermiszellen einen Gegendruck erfahren und infolgedessen, nach Art einer überlasteten Säule, seitlich ausbiegen müssen. Dabei wird aber vorausgesetzt, daß die Schließzellen schon im spannungslosen Zustand eine gleichsinnige Krümmung zeigen. Hierher gehören die Spaltöffnungen der älteren Phyllodien von Acacia leprosa, farinosa und acinacea, der Blätter von Melaleuca uncinata, Hakea suaveolens u. a. Übrigens ist hervorzuheben, daß die Schließzellen jüngerer Blätter häufig die gewöhnliche Querschnittsansicht zeigen und dann natürlich auch den entsprechenden Öffnungsmechanismus erkennen lassen.

Einen besonderen Typus, der gleichfalls durch die symmetrische Lagerung der Verdickungsleisten gekennzeichnet wird, repräsentieren die Spaltöffnungen

der Gramineen und Cyperaceen. Die Schließzellen sind hier von hantelförmiger Gestalt. Die erweiterten Enden jeder Zelle sind durch ein schmales Mittelstück miteinander verbunden, dessen Außen- und Innenwand sehr starke Verdickungsleisten besitzen. Sie nehmen die ganze Breite des Mittelstücks ein, so daß sein Lumen querspaltenförmig ist (Fig. 169 *C*). Gegen die erweiterten Zellenden zu verjüngen sich die Verdickungsleisten und gehen allmählich in die dünnen Wandpartien der Enden über (Fig. 169 *A*). Es ist bei diesem Bau der Schließzellen klar, daß, wenn die Mitwirkung der Nebenzellen ausgeschlossen ist, die die Mechanik des Apparates beherrschenden Kräfte nur in den erweiterten Enden der Schließzellen ihren Sitz haben können. Wie Schwendener gezeigt hat, nimmt bei steigendem Turgor das Volumen der Enden und damit ihre Gesamtbreite etwas zu (Fig. 170), und mit den Punkten *a* und *b* rücken auch *m* und *n*, weil sie mit jenen durch starke Leisten verbunden sind, weiter auseinander. Dabei wird selbstverständlich der Winkel *mon* vergrößert und die Zentralspalte *s* weiter geöffnet. Die Form derselben ist in der Flächenansicht die eines länglichen Sechsecks, dessen Seitenlinien unter sich parallel und geradlinig verlaufen, und die sich beim Öffnen und Schließen zufolge des geschilderten Mechanismus parallel mit sich selbst bewegen, »vergleichbar der verschiebbaren Schneide am Spalt eines Spektralapparates«.

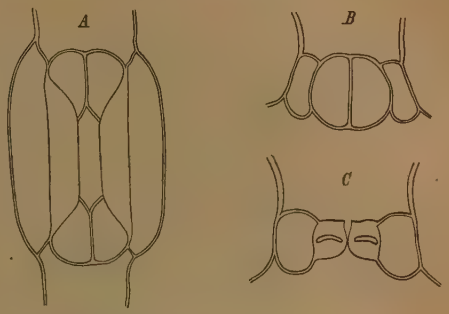


Fig. 169. Spaltöffnung von Poa annua. *A* Oberflächenansicht. *B* Querschnitt durch ein erweitertes Ende. *C* Querschnitt durch das Mittelstück des Apparates.

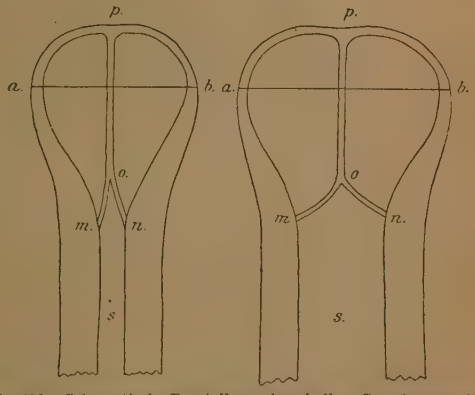


Fig. 170. Schematische Darstellung einer halben Gramineenspaltöffnung, links im geschlossenen, rechts im geöffneten Zustande. (Vgl. den Text.) (Nach Schwendener.)

Bei einigen Gräsern (Cynosurus echinatus, Aira capillata, Briza maxima) ist die Zentralspalte auch im turgorlosen Zustande der Schließzellen, nach Tötung dieser, offen. In diesen Fällen müssen also, sofern die Spaltöffnungen überhaupt noch funktionsfähig sind, die beiden seitlich gelagerten Nebenzellen durch ihren Turgordruck den Spaltenverschluß herbeiführen.

Bei den bisher besprochenen Typen ist die Gesamtbreite des Spaltöffnungs-

apparates im offenen Zustande größer als im geschlossenen. Die nunmehr zu beschreibenden Typen dagegen sind dadurch charakterisiert, daß die Gesamtbreite und die Form der Rückenwand bis zu einem gewissen Öffnungsgrad, in den extremen Fällen sogar bei stärkster Erweiterung der Zentralspalte, unverändert bleibt, daß also anders geartete Formveränderungen der Schließzellen das Öffnen und Schließen der Spalte bedingen. Den ersten Fall dieser Art habe ich bei den Spaltöffnungen der Kapsel von Mnium cuspidatum beobachtet (Fig. 171). Bei Betrachtung des Querschnittes fällt sofort das Fehlen des Hautgelenkes, die starke Verdickung der Rückenwände und die Zartheit der Bauchwände auf, durchgehends anatomische Eigentümlichkeiten, die eine von den bisher besprochenen Typen ganz abweichende Mechanik des Öffnens und Schließens voraussehen lassen. Zunächst möge wieder das Ergebnis einiger Messungen in Mikromillimetern mitgeteilt werden:

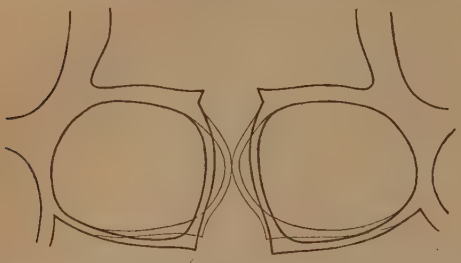


Fig. 171. Spaltöffnung von Mnium cuspidatum im geschlossenen und geöffneten Zustande. (Vgl. den Text.)

	Spaltöffnung	
	offen	fast geschlossen
Länge des Apparates. . . .	51	51
Gesamtbreite des Apparates.	42	42
Breite einer Schließzelle . .	17	20
Weite des Vorhofes	9	9
Weite der Zentralspalte . .	8	2

Man ersieht hieraus, daß Länge und Breite des ganzen Spaltöffnungsapparates im offenen, wie im geschlossenen, bzw. verengerten Zustande der Zentralspalte gleich groß sind. Die Verengerung und der Verschluß letzterer wird ausschließlich durch das Breiterwerden der Schließzellen hervorgerufen. In diesem Zustande besitzen die Schließzellen eine elliptische Querschnittsform (Fig. 171). Bei steigendem Turgor suchen sie diese mehr abzurunden und der kreisförmigen zu nähern. Da nun die verdickten Rücken- und Außenwände unbeweglich sind, so kann die erwähnte Abrundung nur dadurch erreicht werden, daß die zarten gewölbten Bauchwände sich mehr oder minder gerade strecken, infolgedessen auseinander weichen und die Spalte erweitern. Für das Spiel des Öffnens und Schließens sind also nicht nur parallel zur Organoberfläche, sondern auch senkrecht zu dieser vor sich gehende Formveränderungen der Schließzellen maßgebend.

Bei verschiedenen Farnen (Diplazium celtidifolium u. a.) sind nach Fl. Kraus nicht die Innen- sondern die Außenwände der Schließzellen mehr oder minder dünnwandig, so daß bei steigendem Turgor die Abrundung des Lumens durch Vorwölbung der Außenwände erfolgt, wobei die Bauchwände und die äußeren Cuticularleisten auseinandergezogen werden (Fig. 172). Erleichtert wird diese

Vorwölbung der Außenwände, im Falle sie etwas dicker sind, durch je zwei schmale Hautgelenke, von denen sich eines neben der benachbarten Epidermis-

Fig. 172. Spaltöffnung von Diplazium celtidifolium im geschlossenen und geöffneten Zustande. (Nach Fl. Kraus.)

außenwand, das andere, das »Scheitelgelenk«, unmittelbar neben den mächtigen Cuticularleisten befindet (Nephrolepis pinnata, Fig. 173).

Bei einigen Laubmoosen (Polytrichum, Hypnum cuspidatum nach Bünger), sowie bei verschiedenen Farnen (Phegopteris, Adiantum capillus, Polypodium

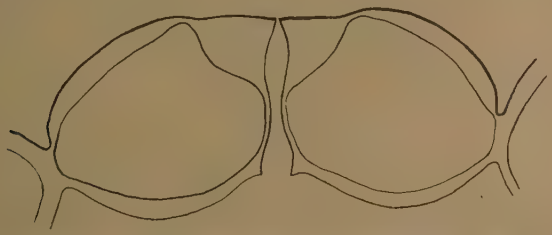


Fig. 173. Spaltöffnung von Nephrolepis pinnata mit Scheitelgelenk. (Nach Fl. Kraus.)

dimorphum, Didymochlaena sinuosa u. a. nach Fl. Kraus) sind sowohl die Außen- wie die Innenwände der Schließzellen mehr oder minder zart, so daß bei Turgorzunahme die Abrundung der Lumina, bzw. die Verkürzung des Querdurchmessers der Schließzellen durch Vorwölbung der Wände nach außen und

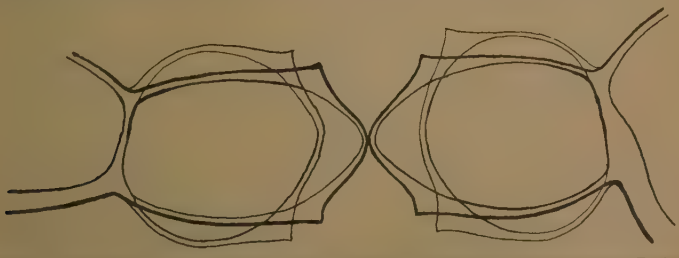


Fig. 174. Spaltöffnung von Adiantum capillus veneris im offenen und geschlossenen Zustande. (Nach Fl. Kraus.)

innen zustande kommt (Fig. 174). Fl. Kraus hat diesen Typus als »Archetypus« bezeichnet, weil er wohl mit Recht annimmt, daß bei der im Laufe der Phylogenie

stattgefundenen Umwandelung von gewöhnlichen Epidermiszellen in Schließzellen dieser Typus der Spaltöffnungsmechanik der ursprünglichste war.

Zwischen den beiden Haupttypen des Baues und der Mechanik der Spaltöffnungen, von denen der eine durch Formveränderungen die Schließzellen parallel zur Organoberfläche, der andere durch solche senkrecht zur Organoberfläche charakterisiert wird, gibt es mancherlei Übergänge. Hierher gehören z. B. die von Schwendener untersuchten Spaltöffnungen von Helleborus. In Fig. 175 entsprechen die starken Linien dem offenen, die zarten dem geschlossenen Zustande des Spaltöffnungsapparates. »Das Charakteristische der Schließbewegung liegt hiernach bei Helleborus darin, daß die Vorhofweite, wenigstens bei mäßigem Druck, konstant bleibt, der Hinterhof dagegen nahezu um die doppelte Breite der Zentralspalte schmäler wird, während zugleich die Rückenwände der Schließzellen sich stärker wölben und um ihre äußeren Ansatzlinien drehen, wie Flügeltüren um ihre Angeln. Das mechanische Verständnis dieser Bewegungsvorgänge wird nun aber wesentlich erleichtert, wenn wir es

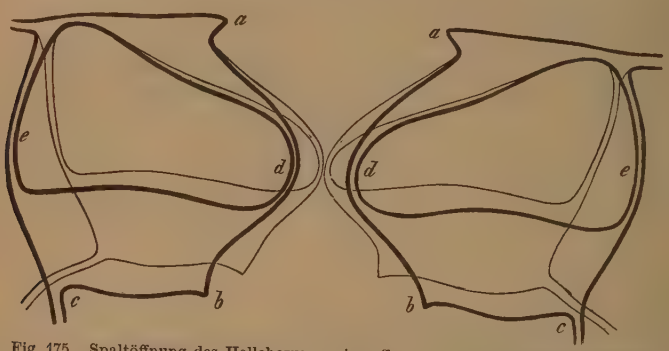


Fig. 175. Spaltöffnung des Helleborus sp. im offenen und geschlossenen Zustande. (Nach Schwendener.) (Aus Sachs, Vorlesungen.)

versuchen, sie durch die Formveränderungen des Lumens auszudrücken. Im spannungslosen Zustande stellt nämlich das Lumen im Hauptumriß ein ungleichseitiges Dreieck dar; durch Steigerung des osmotischen Druckes wird dasselbe größer und nähert sich einer mehr gleichschenkeligen Form, wodurch ein Zurückweichen der Bauchwände und somit das Öffnen der Zentralspalte bedingt wird.«

Auch bei Tradescantia discolor erfolgt nach Schwendener die Verengerung der Zentralspalte bei geringer Öffnung ausschließlich durch das stärkere Hervorwölben der Bauchwand, und diese Formveränderung steht ihrerseits im Zusammenhange mit der bei abnehmendem Turgor erfolgenden Kontraktion der Schließzellen in der zur Blattfläche senkrechten Richtung. Wenn sich die Spalte stark erweitert, findet allerdings auch eine stärkere Krümmung der Rückenwand und somit der ganzen Schließzelle statt. Weitere Beispiele für die Mannigfaltigkeit des Bewegungsmechanismus der Spaltöffnungen haben in neuerer Zeit E. Copeland und Fl. Kraus beschrieben. —

Mit der Funktion der Spaltöffnungen als Ausgangsöffnungen des Durchlüftungssystems hängt es zusammen, daß unter jeder normalen Spaltöffnung ein

größeres oder kleineres Luftreservoir auftritt, in das die Durchlüftungskanäle allseits einmünden: das ist die innere Atemhöhle. Damit dieser Hohlraum bei etwaigen Biegungen des Organs nicht eingedrückt werde, sind nicht selten mechanische Einrichtungen vorhanden, welche die Atemhöhle in dieser Beziehung sichern. Wenn die Spaltöffnungen in Längsreihen angeordnet sind, wie dies bei den meisten Grasblättern, bei Coniferennadeln usw. der Fall ist, so zeigt sich gewöhnlich eine ganz auffällige Überwölbung der meist zu Kanälen verschmolzenen Atemhöhlen seitens der angrenzenden Zellen. Dieselbe besteht darin, daß sich unter jeder Spaltöffnung zwei gestreckte Chlorophyllzellen zu einem Bogen vereinigen, der den Atemkanal quer überspannt (Fig 176 *A*, A_1). Bei Iris germanica, auf deren Blättern die Spaltöffnungen unregelmäßig zerstreut sind, wird jede Atemhöhle von 3—4 gekrümmten Chlorophyllzellen ringförmig umfaßt (Fig. 176 *B*, B_1).

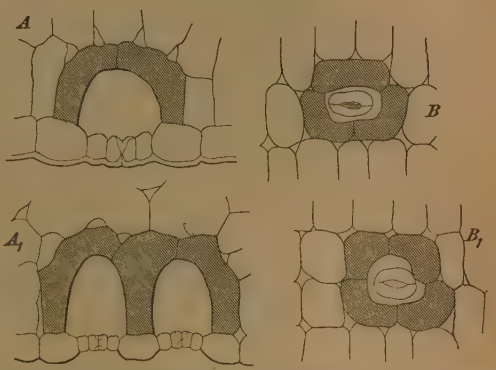


Fig. 176. AA_1 Überwölbung der Atemhöhle mit chlorophyllführenden Parenchymzellen; *A* im Laubblatte von Elymus canadensis, A_1 im Laubblatte von Elymus arenarius. BB_1 ringförmige Umfassung der Atemhöhle mittels chlorophyllführender Parenchymzellen im Laubblatte von Iris germanica.

Eine mehr als lokalmechanische Bedeutung kommt, wie Westermaier[15]) gezeigt hat, den aus dickwandigen Zellen bestehenden festen Rinnen zu, welche die zu Längskanälen verschmolzenen Atemhöhlen im Halme von Scirpus caespitosus, Eriophorum alpinum usw. überwölben (Fig. 177). Infolge des reihenweisen Auftretens der Spaltöffnungen findet nämlich eine empfindliche Schwächung des tangentialen Verbandes der Bastträger statt. Indem nun die an den Atemkanal grenzenden Zellen die vorhin erwähnte feste Rinne bilden, welche durch dicke Radialwände von Epidermiszellen bald rechts, bald links mit der starren Epidermis fest verbunden wird, so ist die Entstehung einer empfindlichen Lücke im tangentialen Trägerverbande vollkommen vermieden. Zur Herstellung der Kommunikation zwischen den Durchlüftungsräumen des angrenzenden Gewebes und dem Atemkanal lassen die dickwandigen Zellen jener Rinne stellenweise Interzellularräume zwischen sich frei (Fig. 177 *i*).

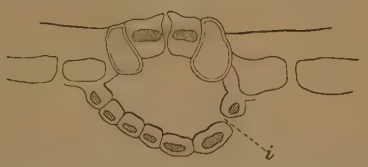


Fig. 177. Querschnitt durch den Atemkanal des Halmes von Eriophorum alpinum; die den Kanal begrenzenden Zellen bilden eine feste Rinne, welche bei *i* von einem Interzellularraum durchbrochen wird. (Nach Westermaier.)

Jene Besonderheiten im Bau der inneren Atemhöhle, die auf Transpirationsschutz abzielen, sollen des Zusammenhanges halber erst später besprochen werden.

2. Die Chlorophyll- und Stärkekörner der Schließzellen.

Daß die Schließzellen der Spaltöffnungen zum Unterschiede von den gewöhnlichen Epidermiszellen fast immer Chloroplasten und in diesen oft reichlich Stärkekörner enthalten, ist schon seit langem bekannt[16]). Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß der Besitz eines besonderen Assimilationsapparates mit der Funktion der Schließzellen, mit der Mechanik des Öffnens und Schließens, in irgend einem Zusammenhange steht. Ich habe schon vor Jahren diesen Zusammenhang darin erblickt, daß die Chlorophyllkörner der Schließzellen mit der Erzeugung der osmotisch wirksamen Substanzen betraut sind, von deren wechselnder Quantität und Qualität die Turgeszenzänderungen der Schließzellen abhängen und daß die Stärke als ein Reservestoff aufzufassen ist, der allmählich nach Bedarf in jene osmotisch wirksame Substanz, in Zucker umgewandelt wird.

Verschiedene neuere Untersuchungen bestätigen die Richtigkeit dieser Auffassung. So hat Schellenberg gefunden, daß Pflanzen, die einige Tage lang in kohlensäurefreier Luft gezogen wurden, und demnach keine Stärke bilden konnten, auch bei günstiger Beleuchtung und großer Luftfeuchtigkeit durchweg geschlossene Spaltöffnungen aufwiesen. Unter normalen Verhältnissen bewirken aber die genannten Einflüsse das Öffnen der Spalten. Ferner hat Hagen gezeigt, daß bei Tradescantia virginica der Stärkegehalt der Schließzellen in dem Maße ab- und der Zuckergehalt zunimmt, als die Spalten sich allmählich öffnen. Wenn sie schließlich weit offen sind, der Turgor der Schließzellen demnach den höchsten Grad erreicht hat, ist die Stärke völlig verschwunden, Zucker dagegen reichlich vorhanden. Wenn dann in trockener Luft oder während der Nacht die Spaltöffnungen sich schließen, wird der Zucker wieder in Stärke umgewandelt und der Turgor dadurch herabgesetzt. Bemerkenswert ist, daß die Schließzellenstärke sehr widerstandsfähig ist und nicht leicht veratmet wird; sie hat eben einem anderen Zwecke zu dienen.

Die Spaltöffnungen ausdauernder Blätter sind im Winter geschlossen, was im Hinblick auf die Notwendigkeit der Transpirationsherabsetzung als eine zweckmäßige Schutzmaßregel aufzufassen ist. Nach den Beobachtungen von Lidforß und Hagen enthalten die Schließzellen solcher Blätter im Winter keine Stärke, sondern fettes Öl oder auch Gerbstoffe und Zucker. Letztere Stoffe können aber trotz der Turgorerhöhung der Schließzellen, die sie bewirken, deshalb zu keinem Öffnen der Spalten führen, weil die Nebenzellen des Spaltöffnungsapparates noch reicher an diesen osmotisch wirksamen Substanzen sind. Dadurch wird der Verschluß der Spalte gesichert.

Der eigene Chlorophyllapparat der Schließzellen macht diese vom Assimilationssystem des Blattes unabhängig. So stehen den Schließzellen stets die zur Mechanik des Öffnens und Schließens unentbehrlichen osmotisch wirksamen Substanzen zur Verfügung. Welche Einflüsse und Reize diese Substanzen aktivieren oder durch Rückverwandelung in Stärke osmotisch unwirksam machen und so das Spiel des Öffnens und Schließens der Spaltöffnungen beherrschen, wird später zu erörtern sein.

3. Die Bedeutung der Spaltöffnungen für den Atmungs- und Assimilationsgaswechsel und für die Transpiration[17]).

Schon seit Dutrochet weiß man, daß die Spaltöffnungen Ausführungsgänge des Interzellularsystems sind. In verschiedenen Modifikationen wurden zur Sicherstellung dieser Tatsache Experimente durchgeführt, die alle darlegen sollten, daß in die Spaltöffnungen Luft eingepreßt werden kann, deren Austritt aus den abgeschnittenen Blattstielen oder Stengeln dann leicht zu beobachten ist. Solche Versuche wurden von Dutrochet, Unger, Sachs u. a. angestellt und werden in allen Hand- und Lehrbüchern der Pflanzenphysiologie beschrieben.

Die Spaltöffnungen sind zufolge ihrer Fähigkeit, sich zu öffnen und zu schließen, nicht bloße Ausführungsgänge des Durchlüftungssystems, sondern zugleich auch Regulatoren des Gasaustausches, in erster Linie der Abgabe von Wasserdampf, der Transpiration. Der Atmungs- und Assimilationsgaswechsel würde die Fähigkeit des Öffnens und Schließens noch nicht erfordern; die Spaltöffnungen könnten stets in einer dem lebhaftesten Gaswechsel angemessenen Weise offen sein, denn die Pflanze würde unter normalen Verhältnissen kaum jemals in die Lage kommen, sich gegen die Folgen einer zu lebhaften Atmung oder einer zu kräftigen Assimilation durch Verengerung, bzw. Verschluß der Spaltöffnungen, d. h. durch Erschwerung des Gaswechsels, schützen zu müssen. Wohl aber kehrt für die meisten Landpflanzen die Gefahr einer zu starken Transpiration immer wieder, und um diese abzuwehren, muß die Pflanze befähigt sein, die stets sehr ausgiebige stomatäre Transpiration durch den Spaltenverschluß ganz zu sistieren und die Abgabe von Wasserdampf auf die zw unvermeidliche, doch dafür sehr geringfügige cuticulare Transpiration einzuschränken.

An nicht grünen Pflanzenteilen, wie Blumen- und Staubblättern, an den Atemzäpfchen von Nephrodium stipellatum, ferner an den Vegetationsorganen einiger nicht grüner phanerogamer Saprophyten und Parasiten dienen die Spaltöffnungen ausschließlich oder doch in erster Linie dem Atmungsgaswechsel, da die Transpiration für diese Pflanzen und Pflanzenteile nur von untergeordneter ernährungsphysiologischer Bedeutung sein kann. An den grünen Assimilationsorganen, vor allem den Laubblättern, spielen sie zunächst beim Assimilationsgaswechsel eine höchst wichtige Rolle, weil, wie schon oben (S. 408) betont wurde, der mit der Assimilationstätigkeit verbundene Gasaustausch fast ausschließlich durch Vermittelung des Durchlüftungssystems vor sich geht. Welke Laubblätter, deren Spaltöffnungen geschlossen sind, vermögen deshalb, wie schon Sachs beobachtet hat, keine Stärke mehr zu bilden. Auch nach künstlicher Verklebung der Spaltöffnungen unterbleibt nach Stahls Versuchen die Stärkebildung.

Besonders eingehend hat man den Einfluß der Spaltöffnungen auf die Transpiration studiert. Die von Garreau, Unger, Deherain, Boussingault u. a. durch zahlreiche Versuche konstatierte Tatsache, daß die meist spaltöffnungsfreien Oberseiten der Laubblätter viel weniger Wasserdampf abgeben, als die mit Spaltöffnungen oft dicht besäten Unterseiten, ist zweifellos auf die

soeben angeführte ungleiche Verteilung der Spaltöffnungen zurückzuführen. Auf der Blattoberseite kommt bloß die geringfügige cuticulare Transpiration zur Geltung, auf der Blattunterseite gesellt sich dieser noch die ausgiebige stomatäre Transpiration hinzu.

Genaue und verläßliche Angaben über die Rolle der Spaltöffnungen bei der Transpiration können nur auf Grund von Wägungsversuchen gemacht werden. Doch sind von einigen Forschern auch andere Untersuchungsmethoden mit Erfolg verwendet worden, die den offenen oder geschlossenen Zustand der Spaltöffnungen zu ermitteln gestatten[18]). A. Mergets Methode bestand in dem Auflegen des zu untersuchenden Blattes auf ein Papier, das mit einer Schicht von Eisen- und Palladiumchlorür bedeckt war. Da ein derartig präpariertes Papier, das anfänglich eine gelblichweiße Färbung zeigt, um so dunklere Farbentöne annimmt, je feuchter es wird, so lieferten die aufgelegten Blätter verschieden schattierte Abdrücke, je nach der Menge des von ihnen abgeschiedenen Wasserdampfes. Auf Grund dieser Abdrücke konnte dann auf die Rolle der Spaltöffnungen beim Transpirationsprozeß geschlossen werden. — Dieselbe Versuchsmethode hat unter Anwendung einer anderen Substanz auch Stahl benützt. Er imprägnierte Filterpapier mit einer 1—5prozentigen Lösung von Kobaltchlorid, dessen blaue Färbung sich bei Aufnahme von Wasserdampf ins Blaßrötliche verändert. Legt man solches Kobaltpapier auf die spaltöffnungenführende Unterseite eines vorher besonnten frischen Laubblattes, so rötet sich dasselbe oft schon nach wenigen Sekunden, während es auf der spaltöffnungslosen Blattoberseite oft noch nach mehreren Stunden seine rein blaue Farbe besitzt (Tradescantia zebrina, Salix capraea, Populus nigra, P. tremula, Pirus communis u. a.). Schon an ganz jungen, noch in der Knospenlage befindlichen Blättern ist dieser Unterschied zwischen den beiden Blattseiten festzustellen, woraus hervorgeht, daß die cutinisierten Außenwände der Epidermis schon sehr frühzeitig die cuticulare Transpiration herabsetzen. — Fr. Darwin schloß aus den hygroskopischen Bewegungen dünner, eigens präparierter Hornblättchen (»Chinese sensitive leaf«), die er auf die mit Spaltöffnungen versehenen Blattflächen legte, auf die Größe der Transpiration, bzw. auf den offenen oder geschlossenen Zustand der Spaltöffnungsapparate. Noch genauere Resultate erzielt man mit Darwins »Porometer«, das im wesentlichen aus einer der Blattfläche luftdicht aufgekitteten kleinen Glasglocke besteht, die mit einem Wassermanometer verbunden ist. Wird die Luft in der Glocke durch Saugen verdünnt, so gibt das Sinken der Wassersäule im Manometer an, daß durch die Spaltöffnungen Luft in die Glocke eindringt. Aus der Schnelligkeit des Sinkens kann bis zu einem gewissen Grade auf die Öffnungsweite der Spaltöffnungen geschlossen werden. — Lloyd fixiert dünne Oberflächenschnitte rasch in absolutem Alkohol, wobei der Öffnungszustand der Spaltöffnungen erhalten bleibt. — Ich selbst habe schon gelegentlich meiner Untersuchungen über die Wasserausscheidungsorgane tropischer Laubblätter (1894) und später in meiner Arbeit über die Lichtsinnesorgane (1905) darauf aufmerksam gemacht, daß beim Bepinseln der Blätter mit Alkohol durch die offenen Spaltöffnungen die Flüssigkeit in die Interzellularen des Mesophylls eindringt, und habe aus dem Ausbleiben der Infiltration auf den Verschluß der Spalten geschlossen. Später (1912) ist diese Methode von Molisch und Stein systematisch ausgebaut worden. Als

infiltrierende Flüssigkeiten werden neben Alkohol auch Benzol, Xylol, Terpentinöl, Petroläther und flüssiges Paraffin mit gutem Erfolg verwendet.

Über den Vorgang der stomatären Transpiration haben uns in neuerer Zeit die Arbeiten von Brown und Escombe, sowie von Renner bemerkenswerte Aufschlüsse erteilt. Es handelt sich dabei um die Diffusion des Wasserdampfes durch die Spaltöffnungen, die durch den Unterschied zwischen der Dampfspannung im Durchlüftungssystem des Blattes und in der außen angrenzenden Luftschicht bedingt wird. Die Stärke der Transpiration hängt von der Stärke des Diffusionsgefälles ab, und dieses ist um so größer, je geringer der Abstand zwischen der Maximalspannung des Wasserdampfes im Mesophyll und der Dampfspannung außerhalb des Blattes ist. Je länger der Weg ist, den der Wasserdampf aus der inneren Atemhöhle bis in die äußere Atmosphäre eingeschlagen hat, desto geringer ist das Diffusionsgefälle, desto mehr wird, wie schon früher von verschiedenen Forschern, wie Pfitzer, Tschirch u. a. betont worden ist, die Transpiration herabgesetzt. Die verschiedenen Einrichtungen im anatomischen Bau der Spaltöffnungen, die auf eine solche Wegverkürzung des Wasserdampfes abzielen, werden im nächsten Kapitel eingehender zu besprechen sein.

Wenn vollkommene Windstille herrscht und die Luft ganz unbewegt ist, dann wird der Weg, den der Wasserdampf einzuschlagen hat, schon dadurch etwas verlängert, daß sich über jeder Spaltöffnung eine »Dampfkuppe bildet; durch Zusammenfließen dieser Kuppen kommt über der transpirierenden Blattfläche eine Dampfschicht zustande, die selbstverständlich das Diffusionsgefälle etwas verringert. In der freien Natur spielt aber dieses Moment aus dem Grunde keine nennenswerte Rolle, weil die Luft nie vollkommen unbewegt ist. Die Diffusion vollzieht sich nur durch eine sehr dünne Haut, die mit zahlreichen feinen Löchern versehen ist. Für solche feinpräparierte dünne Scheidewände haben Brown und Escombe das merkwürdige Gesetz experimentell festgestellt, daß die Menge des in der Zeiteinheit diffundierenden Gases nicht von der Fläche des Querschnittes der Öffnung abhängt, sondern von seinem linearen Durchmesser. Durch kleine Öffnungen erfolgt also die Diffusion bedeutend rascher, als durch große. Durch Summierung der Wirkungen vieler kleiner Öffnungen in einer Scheidewand kann demnach, wie auch die Experimente lehrten, die Diffusion eine so ausgiebige sein, als ob gar keine Scheidewand vorhanden wäre. Die Leistungsfähigkeit der zahlreichen kleinen Spaltöffnungen wird dadurch in ein helles Licht gerückt[19]).

4. Die Wirkung äußerer Einflüsse auf das Öffnen und Schließen der Spaltöffnungen.

Sollen die Spaltöffnungen ihrer Aufgabe, als Regulatoren des Gaswechsels, speziell der Transpiration, zu dienen, in zweckentsprechender Weise nachkommen, so muß das Spiel des Öffnens und Schließens von äußeren Faktoren beeinflußt werden können. Vor allem müssen die Schließzellen auf Schwankungen der Lichtintensität und der relativen Luftfeuchtigkeit reagieren. Dies kann nur in der Weise geschehen, daß die in Betracht kommenden äußeren Faktoren die Turgorgröße der Schließzellen beeinflussen, von welcher, wie wir gesehen haben, das Öffnen und Schließen der Spalten abhängt.

Schon Mohl hat gefunden, daß sich die Spaltöffnungen der Laubblätter im Lichte, besonders in direktem Sonnenlicht, öffnen; Schwendener hat dies bestätigt und zugleich die Beobachtung gemacht, daß im Dunkeln Spaltenverschluß eintritt. Die erstere Tatsache ist in ihrer Bedeutung leicht verständlich; unter normalen Verhältnissen, wenn die Gefahr einer zu starken Transpiration nicht vorhanden ist, haben sich die Spaltöffnungen im Lichte des Assimilationsgaswechsels halber so weit als möglich zu öffnen; dabei wird auch die Transpiration gesteigert und mit ihr die Zufuhr der Nährsalze beschleunigt. — Welchen Vorteil der Spaltenverschluß im Dunkeln, bzw. während der Nacht mit sich bringt, ist einstweilen unbekannt. Fr. Darwin erblickt ihn in der Wärmeersparnis, die sich infolge der stark herabgesetzten Transpiration einstellt. — Nach Leitgeb, Stahl und Darwin unterbleibt der nächtliche Spaltenverschluß bei manchen Pflanzen; so bei Sumpf- und Wasserpflanzen, ferner bei Gewächsen, die Schlafbewegungen ausführen. Auch kann nach Linsbauer bei konstanter Verdunkelung eine weitgehende Öffnung früher geschlossener Spalten vor sich gehen.

Über den Einfluß der Wärme lauten die bisherigen Angaben sehr verschieden. Nach N. J. C. Müller soll Temperaturerhöhung die Spalten öffnen, was von Schwendener bestritten wird. Leitgeb konnte an den Perigonblättern und Blütenstielen von Galtonia candicans einen begünstigenden Einfluß der Wärme auf die Öffnungsbewegung feststellen, während an den Laubblättern derselben Pflanze ein solcher Einfluß nicht zu beobachten war. Nach Kohl führt eine Temperatursteigerung der umgebenden Luft eine mehr oder minder rasche Öffnung der Spaltöffnungen herbei. Auch dunkle Wärmestrahlen sollen die Spalten öffnen.

Sehr empfindlich sind die Spaltöffnungen der meisten Pflanzen gegenüber Feuchtigkeitsschwankungen, und zwar des Bodens sowohl, wie der umgebenden Atmosphäre; darauf beruht ja in erster Linie ihre Fähigkeit, als Regulatoren der Transpiration zu dienen. Schon Mohl und frühere Forscher haben beobachtet, daß bei beginnendem Welken der Blätter die Spalten alsbald geschlossen werden, und Leitgeb hat darauf hingewiesen, daß dieser Verschluß schon eintritt, bevor noch das Blatt sichtbar zu welken beginnt. Bringt man Blätter aus der feuchten Luft des Gewächshauses in ein Zimmer, so schließen sich die Spaltöffnungen sogar im vollen Tageslichte, woraus hervorgeht, daß der Einfluß der relativen Luftfeuchtigkeit auf den Turgor der Schließzellen größer ist, als der des Lichtes, und diesen zu überwinden vermag. Der biologische Nutzen dieser Tatsache leuchtet ohne weiteres ein. Mit der großen Empfindlichkeit der Schließzellen für trockenere Luft hängt es wohl auch zusammen, daß bei stärkerem Winde die Spaltöffnungen vieler Pflanzen sich schließen, und zwar selbst nach stundenlanger Insolation (Berberis vulgaris, Syringa vulgaris, Ribes aureum, Saponaria officinalis u. a., nach Leitgeb).

Es liegt natürlich nahe, die Herabsetzung des Turgors der Schließzellen in trockener Luft, die zum Verschließen der Spalte führt, als eine direkte Wirkung der gesteigerten Transpiration der Schließzellen aufzufassen; diese befinden sich in der Tat in einer stark exponierten Stellung, indem sie mit den Außen- und Innenwänden, sowie mit der Bauchseite direkt an die Atmosphäre, bzw. an Durchlüftungsräume grenzen. Da aber die Transpiration der Schließzellen

zu einer Zunahme der Konzentration des Zellinhaltes führt, so wird gleichzeitig ihre osmotische Saugkraft gesteigert, und die Schließzellen könnten den weniger stark transpirierenden Epidermiszellen, an die sie grenzen, leicht so viel Wasser entziehen, als zur Aufrechterhaltung der ursprünglichen Turgorgröße notwendig ist. Da dies aber nicht geschieht, so scheint hier ein komplizierteres Phänomen, eine Reizerscheinung vorzuliegen, wir wir eine solche auch hinsichtlich des Lichteinflusses auf den Turgor der Schließzellen annehmen müssen.

5. Der Bau des Spaltöffnungsapparates in seinen Beziehungen zu Klima und Standort[20]).

Im bisherigen wurde auf den anatomischen Bau der Spaltöffnungen nur insofern Rücksicht genommen, als dieser mit der Mechanik des Öffnens und Schließens zusammenhängt. Wir haben jetzt noch eine Reihe von anatomischen Eigentümlichkeiten zu betrachten, die unabhängig von der Mechanik des Schließapparates mit der Funktion der Spaltöffnungen im Zusammenhang stehen — Einrichtungen, die sich zumeist als Anpassungen an besondere Verhältnisse des Klimas und Standortes erkennen lassen.

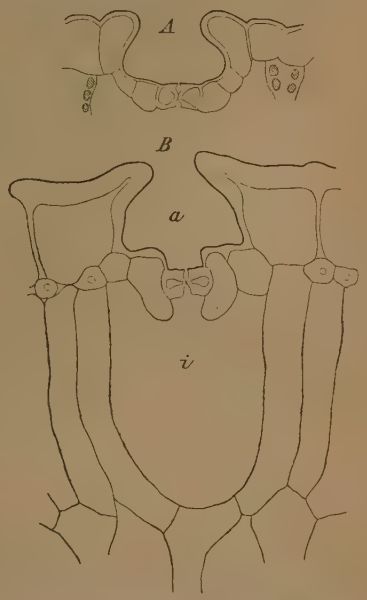


Fig. 178. *A* eingesenkte Spaltöffnung der Laubblattunterseite von Amherstia nobilis. *B* eingesenkte Spaltöffnung von Hakea suaveolens; *i* innere, *a* äußere Atemhöhle.

Unter mittleren Feuchtigkeitsverhältnissen genügt der Pflanze jene Regulierung des Gaswechsels, bzw. der Transpiration, die durch das Öffnen und Schließen der Zentralspalte bewerkstelligt wird. Der Vor- und Hinterhof eines solchen Spaltöffnungsapparates ist nur von geringer Weite, zuweilen nur angedeutet, die Eisodialöffnung oft sehr weit, und der ganze Apparat befindet sich im gleichen Niveau mit den benachbarten Epidermiszellen.

In trockenem Klima, sowie an trockenen Standorten wird der Gasaustausch der Gefahr des Vertrocknens halber noch durch andere Einrichtungen erschwert und verlangsamt. Dies geschieht vor allem dadurch, daß die Spaltöffnung unter das Niveau der benachbarten Epidermiszellen versenkt wird, und so am Grund einer trichter-, krug- oder schalenförmigen Einsenkung liegt, die man als äußere Atemhöhle bezeichnet (Fig. 178). Häufig ist ihre Ausgangsöffnung durch wall- oder leistenförmige Vorsprünge der benachbarten Epidermiszellen verengert. Daß diese ganze Anordnung eine Schutzeinrichtung gegen zu lebhafte Transpiration vorstellt, hat zuerst Pfitzer erkannt, und später hat Tschirch darauf hingewiesen, daß dieselbe in mannigfachen Variationen bei Pflanzen, die in trockenem Klima leben, bei Vertretern der Mediterran- und

australischen Flora zu beobachten ist. Auch Epiphyten zeigen nicht selten die gleiche Einrichtung, ja selbst an Pflanzen, welche in feuchtem Tropenklima zu Hause sind, kann man zuweilen die Bildung äußerer Atemhöhlen beobachten, wenn die Großblätterigkeit und bedeutende Masse des Laubes bei direkter Insolation eine zeitweilig zu starke Transpiration bewirken könnten (Ficus elastica).

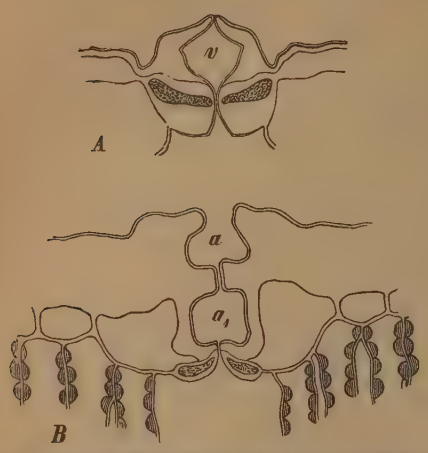


Fig. 179. *A* Spaltöffnungsapparat der Laubblattunterseite von Cypripedium venustum; die mächtigen Cuticularleisten schließen den großen Vorhof (*v*) ein. Vergr. 400. *B* Spaltöffnungsapparat von Dasylirion filifolium; die äußere Atemhöhle ist durch beiderseits vorspringende Leisten in zwei Etagen (*a* und a_1) geteilt. Vergr. 670.

Die äußeren Atemhöhlen bewirken, wie Renner des Näheren ausgeführt hat, vor allem dadurch eine Herabsetzung der Transpiration, daß durch sie das Diffusionsgefälle des Wasserdampfes infolge der Verlängerung des Weges, den dieser einzuschlagen hat, mehr oder minder verringert wird.

Die transpirationsverringernde Wirkung der äußeren Atemhöhlen wird aber dadurch noch nicht genügend erklärt. Die Form der äußeren Atemhöhlen, ihre oft auffallende Weite findet dabei keine Erklärung. Denn da der Widerstand, den eine Röhre der Diffusion entgegensetzt, direkt proportional der Länge, umgekehrt proportional dem Querschnitt ist, so müßte bei gleicher Weglänge eine möglichst enge, spalten- oder kanalförmige äußere Atemhöhle die Transpiration in noch höherem Maße herabsetzen, als eine weite Höhlung. Letztere wird aber bei stärker bewegter Luft von Vorteil sein, da der Wind, wenn er über die Blattfläche hinstreicht, eine saugende Wirkung ausübt; diese verlangsamt sich aber, wenn die äußere Atemhöhle möglichst geräumig ist. In diesem Sinne ist es also ganz richtig, wenn Tschirch und Volkens von dem »windstillen Raum« sprechen, den die äußere Atemhöhle darstellt. Ihre charakteristische Ausbildung zielt keineswegs nur auf Vergrößerung des Abstandes zwischen Blattoberfläche und Spaltöffnung ab.

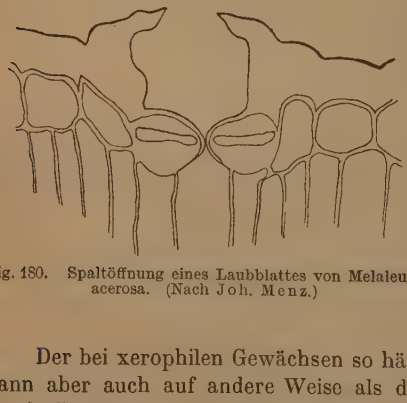


Fig. 180. Spaltöffnung eines Laubblattes von Melaleuca acerosa. (Nach Joh. Menz.)

Der bei xerophilen Gewächsen so häufige Hohlraum über den Spaltöffnungen kann aber auch auf andere Weise als durch Bildung einer äußeren Atemhöhle geschaffen werden. Bei Cypripedium venustum, Clivia nobilis u. a. geschieht dies durch Erweiterung des Vorhofes (Fig. 179 *A*) der bei Melaleuca acerosa

nach Johanna Menz so groß wird, daß er im ausgebildeten Zustande einer äußeren Atemhöhle täuschend ähnlich sieht. Erst die Entwickelungsgeschichte lehrt, daß es sich nur um einen ausnehmend großen und weiten Vorhof handelt (Fig. 180). An den assimilierenden Stengeln von Euphorbia Tirukalli wird der Hohlraum durch Ausbildung eines breiten Wachsringes geschaffen, welcher die ganz schwach eingesenkte Spaltöffnung umgibt (Fig. 181). Bei Aristida ciliata werden nach Volkens die auf der Außenseite des scheinbar stielrunden Blattes befindlichen Spaltöffnungen von vier soliden Cuticularpapillen überdeckt, die sich so zusammenneigen und aneinanderlegen, daß über den Schließzellen ein abgeschlossener, nur durch winzige Öffnungen mit der Atmosphäre kommunizierender Hohlraum entsteht.

Fig. 181. Spaltöffnung von Euphorbia Tirukalli. Die äußere Atemhöhle wird von einem Wachsringe begrenzt.

Während am Grunde der äußeren Atemhöhle in der Regel nur eine einzige Spaltöffnung liegt, kommen bei verschiedenen Pflanzen noch größere, in das Gewebe des Blattes tief eingesenkte Hohlräume vor, an deren Wänden zahlreiche Spaltöffnungen sitzen. Der betreffende Hohlraum kann dann als gemeinschaftliche äußere Atemhöhle bezeichnet werden (Nerium Oleander, Cosciniumarten). Bei vielen Wüsten- und Steppengräsern, Casuarina u. a., werden diese Atemhöhlen zu Längsrinnen, an deren Böschungen die Spaltöffnungen auftreten. Indem die Längsrinnen, so wie auch die gemeinschaftlichen Atemhöhlen, nicht

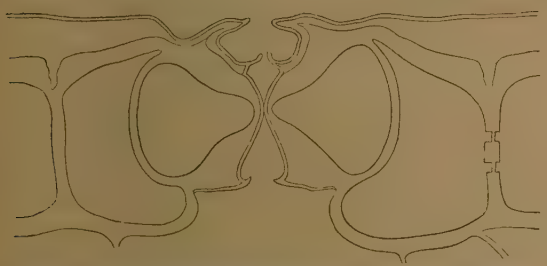


Fig. 182. Spaltöffnung eines Phyllocladiums von Ruscus aculeatus. (Nach H. v. Guttenberg.)

Fig. 183. Querschnitt durch eine Spaltöffnung der Blattunterseite von Nipa fruticans. (Nach Bobisut.)

selten mit Haaren ausgekleidet sind, wird die Transpiration durch Erschwerung des Gasaustrittes noch weiter herabgesetzt.

Sehr mannigfaltig sind auch die Einrichtungen, durch welche im Lumen der äußeren Atemhöhle, an der Spaltöffnung selbst, sowie an den Wänden der inneren Atemhöhle eine Verlangsamung des Gaswechsels und mithin eine Herabsetzung der Transpiration erzielt wird. Alle diese Einrichtungen laufen darauf hinaus, durch lokale Verengerungen oder durch Herstellung gewundener Bahnen

das Diffusionsgefälle zu erniedrigen, den Gasdurchtritt zu erschweren. Am häufigsten handelt es sich um Verstopfung der äußeren Atemhöhle durch zahlreiche Wachskörnchen, die manchmal poröse Pfropfen bilden; sie sind bei verschiedenen Coniferen bereits von Link, und später von K. Wilhelm beobachtet worden. Th. Wulff hat sie auch in anderen Pflanzenfamilien (Gramineen, Liliaceen, Betulaceen, Casuarinen, Silenaceen u. a.) angetroffen. Auf eine ganz andere Weise wird die Wegsamkeit der äußeren Atemhöhle bei Dasylirion filifolium herabgesetzt: etwa in halber Höhe ragen zu beiden Seiten hohe, stumpfe Zellwandleisten vor, so daß die Höhle in zwei Etagen zerfällt, die durch eine sehr enge Spalte miteinander kommunizieren (Fig. 179 *B*). In analoger Weise wird nach v. Guttenberg bei Ruscus aculeatus der Vorhof durch zwei leistenförmige Cuticularsäume, die nur eine äußerst schmale Spalte zwischen sich frei lassen, in zwei Etagen geteilt (Fig. 182).

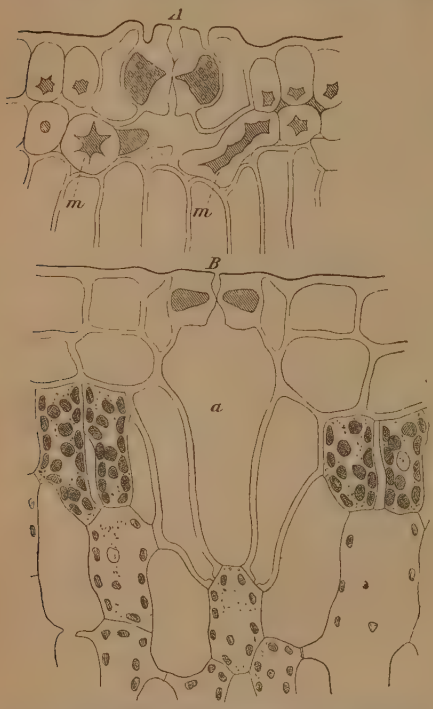


Fig. 184. *A* Verengerung der Atemhöhle mittels stark verdickter mechanischer Zellen (*m*) bei Xanthorrhoea hastilis (nach Tschirch). *B* Auskleidung der Atemhöhle mit Sklerenchymzellen bei Elegia deusta.

Eine sehr eigentümliche Einrichtung hat O. Bobisut an den Spaltöffnungen von Nipa fruticans beobachtet: die Bauchwände der Schließzellen sind mit einer ganzen Anzahl größerer und kleinerer Leisten versehen, die so ineinander greifen, daß auf dem Querschnitt eine sehr genaue Verzahnung zu sehen ist (Fig. 183).

Am häufigsten ist die innere Atemhöhle mit Einrichtungen zur Erschwerung des Gasaustausches versehen. Hierher gehört z. B. die Auskleidung der Atemhöhle mit eigentümlich geformten mechanischen Zellen oder Zellfortsätzen, welche von Tschirch in den Blättern von Kingia australis und Xanthorrhoea hastilis beobachtet wurden. Bei der ersteren Pflanze ist die Atemhöhle durch eine vielfach gewundene höckerige Zelle mit stark verdickten Wandungen vom Palisadengewebe abgeschlossen. Die seitlichen Fortsätze dieser »Schutzzelle« sind mit den beiderseitigen subepidermalen Bastzellen fest verwachsen. Der auf diese Weise erzielte Verschluß der Atemhöhle ist übrigens kein fester, er ist vielmehr, wie Tschirch sagt, etwa mit einem Verschluß vergleichbar, den ein auf eine Öffnung gewälzter Stein von sehr unregelmäßiger Gestalt bewirkt, er verschließt wohl die Öffnung und erschwert die Kommunikation, hebt sie jedoch nicht auf; zwischen den Protuberanzen können die Gase frei zirkulieren.

Bei Xanthorrhoea hastilis erfolgt der teilweise Verschluß der Atemhöhle durch wulstartige Fortsätze, die die benachbarten Bastzellen der subepidermalen Versteifungsröhre in die Atemhöhle hineinsenden (Fig. 184 *A*). Sehr auffallend sind auch nach den Untersuchungen Pfitzers und Gilgs die auf Transpirationsschutz abzielenden Einrichtungen der inneren Atemhöhle bei den Restiaceen, einer xerophilen Familie der Monokotylen, die über Australien und das südliche Afrika verbreitet ist. Die tief in das Assimilationsgewebe hinabreichenden Atemhöhlen sind bei den meisten Vertretern dieser Familie (z. B. Elegia nuda, Restio tectorum, paniculatus, Dovea mucronata) mit gestreckten cuticularisierten Sklerenchymzellen, »Schutzzellen«, ausgekleidet, welche im oberen, der Spaltöffnung genäherten Teile der Atemhöhle seitlich lückenlos zusammenschließen, im unteren Teile dagegen spaltenförmige Interzellularen zwischen sich freilassen (Fig. 184 *B*). Infolge der Cuticularisierung der Wände der langen Atemhöhle liegt der Sättigungsdruck des Wasserdampfes, wie Renner hervorhebt, nicht unmittelbar unter den Schließzellen, sondern am Grunde der Atemhöhle, so daß das Diffusionsgefälle und damit die Transpiration in analoger Weise verringert wird, wie durch eine äußere Atemhöhle.

Fig. 185. Spaltöffnung der Blattoberseite von Pilea elegans mit verschlossener Spaltöffnung.

Bei manchen Pflanzen können die inneren Atemhöhlen, wenn länger andauernde Trockenheit eintritt, verstopft werden. Das gleiche tritt nicht selten ein, wenn die Schließzellen absterben oder aus sonst einem Grunde die Fähigkeit einbüßen, einen genügenden Spaltenverschluß zu bewirken. Diese Verstopfung erfolgt in der Regel derart, daß die an die Atemhöhle angrenzenden Parenchymzellen in diese hineinwachsen und thyllenartige Ausstülpungen treiben, wie dies von Schwendener an älteren Blättern von Camellia japonica und Prunus Laurocerasus beobachtet wurde. Hierher gehören offenbar auch die von mir beschriebenen lentizellenähnlichen Bildungen an den Blattstielen verschiedener Laubbäume (Aesculus, Acer, Tilia, Juglans usw.), bei denen die die Atemhöhle dicht ausfüllenden und später absterbenden Zellen sogar von einer eigenen Folgemeristemschicht gebildet werden. — Bei Pilea elegans zeigen die in die Atemhöhlen der Blattoberseite hineinwachsenden, plasmareichen, doch chlorophyllarmen Parenchymzellen die Neigung, ihre Wände an der der Epidermis zugekehrten Seite mehr oder minder stark zu verdicken. Eine dieser Zellen legt sich gewöhnlich mit ihrem Zellulosepolster unmittelbar unter die Spaltöffnung und verschließt sie (Fig. 185). Bei in trockener Zimmerluft gezogenen Exemplaren von Tradescantia viridis sind es besonders häufig blasige Ausstülpungen der benachbarten Epidermiszellen, welche sich vor die Spaltöffnung legen und sich dicht an die Schließzellen anpressen. Eine bemerkenswerte Verstopfungseinrichtung habe ich endlich bei einem auf Java sehr häufigen Epiphyten, Dischidia bengalensis, beobachtet. Hier werden nämlich bei eintretender Trockenheit die Atemhöhlen von einer stark lichtbrechenden, harzigen Masse, die sich

in Alkohol löst, vollständig ausgefüllt; der Harzausguß reicht meist bis zur Zentralspalte und scheint von den sich blasig in die Atemhöhle hineinwölbenden Nebenzellen sezerniert zu werden.

So wie die Dicke der Epidermiszellwandungen an verschiedenen Organen einer und derselben Pflanze eine variable ist, ebenso werden natürlich auch die geschilderten Schutzeinrichtungen des Spaltöffnungsapparates bald mehr, bald weniger ausgiebig sein.

Bei den Xerophyten sind nach Johanna Menz die Spaltöffnungen der Blütenblätter in der Regel viel weniger gut geschützt, als die der Laubblätter, was ökologisch leicht verständlich ist. So liegen z. B. die Spaltöffnungen des Laubblattes von Aloë nigricans am Grunde einer ziemlich tiefen äußeren Atemhöhle, während die der Perianthblätter an der Außenseite nur wenig, an der Innenseite gar nicht eingesenkt sind. Bei Melaleuca acerosa ist der kolossal weite Vorhof der Laubblatt-Spaltöffnung am Kronblatt auf einen ziemlich engen, linsenförmigen Hohlraum reduziert.

Daß sich derartige Unterschiede, wenn auch weniger stark ausgesprochen, selbst an verschiedenen Seiten desselben Laubblattes zeigen können, habe ich schon vor einem Menschenalter hervorgehoben. So hat z. B. bei Populus pyramidalis die Mehrzahl der Spaltöffnungen auf der Blattoberseite eine ziemlich vertiefte Lage; die äußeren Atemhöhlen sind in Form seichter Trichter ausgebildet. Auf der Blattunterseite ist die Einsenkung der Spaltöffnungen kaum angedeutet. In neuerer Zeit hat G. Voß eine größere Anzahl von Dikotylen auf solche Unterschiede untersucht und gefunden, daß die Einsenkung der Spaltöffnungen der Blattoberseite nur selten sehr ausgesprochen ist (Vicia cracca); weit häufiger ist die Eisodialöffnung auf der Oberseite enger und zuweilen durch steile Aufrichtung der verbreiterten Cuticularleisten als sehr enge Spalte ausgebildet (Polygonum viviparum, Potentilla aurea, Bupleurum falcatum). Überhaupt ist der Porus in vielen Fällen auf der Oberseite höher, als auf der Unterseite. Alle diese Unterschiede zeigen, daß auf der Oberseite des Laubblattes nur erhöhte Beleuchtung und Erwärmung die Transpiration begünstigen, die entsprechenden Schutzeinrichtungen der Spaltöffnungen sich häufig entschiedener ausprägen.

Während wir bisher in erster Linie solche Eigentümlichkeiten des Baues der Spaltöffnungsapparate besprochen haben, die an Pflanzen trockener Standorte und Klimate auftreten und einen weitgehenden Transpirationsschutz bewirken, sollen jetzt noch gewisse Besonderheiten des Baues der Spaltöffnungen jener Pflanzen beschrieben werden, die nassen Standorten angepaßt sind oder in einem überaus feuchten Klima leben. Vor allem kommen hier die phanerogamen Schwimmpflanzen in Betracht, deren Spaltöffnungen von mir eingehender untersucht worden sind[21]). Der Bau der Schließzellen weicht vom gewöhnlichen Typus sehr häufig in der Weise beträchtlich ab, daß der Spaltenverschluß nicht durch Berührung der vorgewölbten Bauchwände zustande kommt, sondern ausschließlich auf der mehr oder minder vollständigen Annäherung der stark verbreiterten äußeren Cuticularleisten beruht (Fig. 186). Die Gliederung des ganzen Porus in Vorhof, Zentralspalte und Hinterhof unterbleibt vollständig oder ist höchstens andeutungsweise vorhanden; gleich unter der Spalte, welche die Kanten der äußeren Cuticularleisten bilden, erweitert sich nämlich der Porus

nach Art eines Trichters, der mit weiter Öffnung in die Atemhöhle mündet. Als Beispiele erwähne ich Lemna minor, Trianea bogotensis, Hydrocharis morsus ranae, Nymphaea alba, Victoria regia, Euryale ferox, Trapa natans. Dagegen kommt bei Potamogeton natans, Limnanthemum nymphoides und Alisma natans der Spaltenverschluß trotz stärkerer Ausbildung der äußeren Cuticularleisten auf gewöhnliche Weise durch die vorgewölbten Bauchwände zustande.

Fragen wir nach der physiologischen Bedeutung des soeben geschilderten Baues der Spaltöffnungen, so haben wir in ihm zweifelsohne eine die Transpiration fördernde Einrichtung zu erblicken. Dadurch, daß die ganze Spalte auf die Eisodialöffnung reduziert ist, wird das Diffusionsgefälle des Wasserdampfes so sehr als überhaupt möglich verstärkt. Nebenher handelt es sich beim Schwimmblattypus wahrscheinlich auch um eine Schutzeinrichtung gegen die kapillare Verstopfung der Spalten mit Wasser. Zwischen den scharfen Kanten der die Spalte begrenzenden Cuticularleisten kann nämlich das Wasser bloß in Form eines sehr wenig widerstandsfähigen Häutchens festgehalten werden. Denn wie in einem konischen Kapillarröhrchen wird in den trichterförmigen Porus eingedrungenes Wasser gegen die Eisodialöffnung zurückweichen.

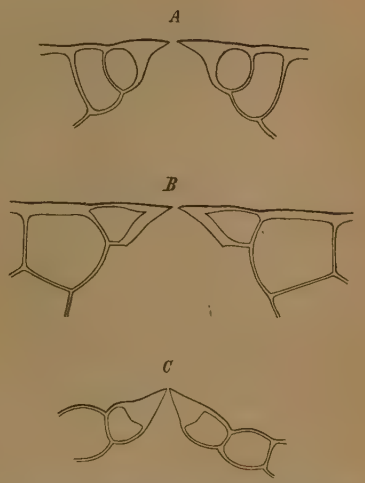


Fig. 186. *A* Spaltöffnung von Trianea bogotensis, *B* von Lemna minor, *C* von Alsophila sp.

Den gleichen Bau des Spaltöffnungsapparates habe ich auch bei verschiedenen Pflanzen der ewig nassen Waldschluchten bei Tjibodas am Abhange des Gedeh in Westjava gefunden. Wieder waren es Pflanzen aus den verschiedensten Familien, Farne, Commelynaceen, Acanthaceen, Gesneraceen u. a., die den in Rede stehenden Typus mehr oder minder deutlich erkennen ließen. Auch bei einheimischen Gewächsen läßt er sich zuweilen beobachten (Petasites officinalis).

Im Anschluß an den Schwimmblattypus sei hier ein von Hryniewiecki bei den Saxifragaceen entdeckter neuer Typus kurz besprochen[22]), der dadurch gekennzeichnet ist, daß infolge starken Auseinanderweichens der Bauchwände der Schließzellen die Ausbildung einer Zentralspalte unterbleibt und Vorhof und Hinterhof zu einem einzigen trichterförmigen Hohlraum verschmelzen (Fig. 187 *A*). Es leuchtet ein, daß der Wegfall der Zentralspalte und der Sonderung des Porus in zwei Etagen, den Vorhof und Hinterhof, eine transpirationssteigernde Wirkung ausüben muß. In der Tat sind die Saxifragaceen Rodgersia, Astilbe, Peltiphyllum, Heuchera u. a. Bewohner feuchter, schattiger Standorte der gemäßigten Zone. Die Auffassung, daß hier eine Anpassung an Klima und Standort vorliege, wird durch den Umstand gerechtfertigt, daß derselbe Typus auch bei Farnen vorkommt (Aspidium violascens nach Kraus (Fig. 187 *B*). Dagegen spricht aber das Auftreten des neuen Typus bei einigen Sträuchern, wie Ribes

und Philadelphus. Dieser Widerspruch löst sich wohl so auf, daß die letztgenannten Gattungen von Vorfahren abstammen, bei denen der in Rede stehende

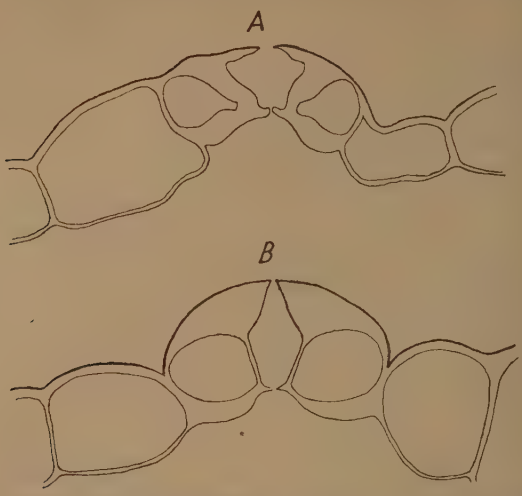


Fig. 187. *A* Spaltöffnung von Rodgersia tabularis nach Hryniewiecki, *B* Spaltöffnung von Aspidium violascens nach Fl. Kraus.

Typus ebenso Anpassungsmerkmal war, wie er es gegenwärtig bei Rodgersia, Astilbe u. a. ist.

6. Die Spaltöffnungen der Gymnospermen, Pteridophyten und Moose.

Noch häufiger als bei den Angiospermen treten uns bei den Archegoniaten verschiedene Abweichungen vom typischen Bau des Spaltöffnungsapparates entgegen. Zum Teil handelt es sich auch hier um Anpassungen an besondere Lebensverhältnisse, zum Teil dürften aber auch nur Konstruktionsvariationen vorliegen.

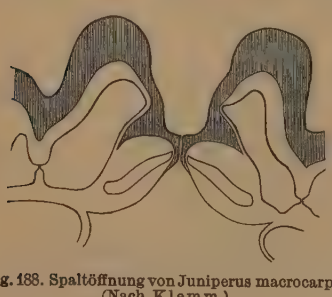


Fig. 188. Spaltöffnung von Juniperus macrocarpa. (Nach Klemm.)

Bei den Gymnospermen sind die Spaltöffnungen nach den Untersuchungen von G. Kraus, Tschirch, Mahlert, Klemm, Porsch u. a.[23]) im ganzen ziemlich übereinstimmend gebaut. Sie kennzeichnen sich vor allem dadurch, daß der Vorhof auf eine schmale, überall gleich weite oder in der Mitte ein wenig verbreiterte Spalte reduziert ist (Fig. 188). Von einer Zentralspalte kann man demnach strenge genommen nicht mehr sprechen, und ebensowenig von einem Hinterhof, da der seitlich von den

Bauchwänden der Schließzellen begrenzte Raum infolge des Mangels von inneren Cuticularleisten unmittelbar in die innere Atemhöhle übergeht. Nur ausnahmsweise, so z. B. bei Podocarpus neriifolia, sind nach Porsch noch Hinterhofleisten in schwacher Ausbildung vorhanden, in welchem Falle demnach von einem Hinterhof mit ausnehmend weiter Opisthialöffnung gesprochen werden kann. — Die Bauchwände der Schließzellen sind meist dünner, als die stark verdickten Rückenwände und so wie diese gewöhnlich verholzt und teilweise cutinisiert; an den Rückenseiten besteht aber eine bestimmte Wandpartie aus gewöhnlicher Zellulose und vermittelt die Aufnahme und Abgabe von Wasser bei den Turgeszenzschwankungen der Schließzellen. Ihre meist schmalen Lumina sind von der Spalte aus schräg nach innen gerichtet. Die Beweglichkeit wird stets durch Hautgelenke gesichert. Fast immer sind die Spaltöffnungen unter das Niveau der Epidermis eingesenkt. Hinsichtlich des Bewegungsmechanismus reihen sich die Spaltöffnungen von Gingko und Larix nach Copeland dem Gramineentypus an.

Auf die Mannigfaltigkeit im Bau der Spaltöffnungen der Pteridophyten ist schon früher hingewiesen worden. Bei den Equiseten erinnern sie lebhaft an die der Gymnospermen; die Rückenwände sind mit querleistenförmigen Verdickungen versehen, die in die Lumina der Nebenzellen vorragen. Bei Farnen, die feuchte Standorte lieben, gehören sie oft dem Schwimmblattypus an (Fig. 186 *C*) oder nähern sich ihm mehr oder weniger. Bei Salvinia natans sind die Schließzellen ringsum zartwandig, der Porus ist an allen Stellen annähernd gleich weit. Bei Azolla caroliniana fallen die Spaltöffnungen durch ihre unregelmäßig drei- bis fünfseitige Umrißform auf, ferner durch die zur Richtung der Scheidewände der Schließzellen rechtwinkelige Stellung der Spalten, und endlich dadurch, daß die Querwände zwischen den Schließzellen teilweise oder ganz resorbiert werden. Die Schließzellwände sind ringsum gleichmäßig zart und unverdickt.

Bei den Laubmoosen[24]) besitzt nur das Sporogonium die Fähigkeit, Spaltöffnungen zu bilden, die oft in großer Anzahl am Kapselhalse, dem Assimilationsorgan, und auch an der grünen Kapselwand zu finden sind. Die Mechanik der Schließzellen von Mnium ist schon auf S. 420 klargelegt worden. Bei Funaria hygrometrica und Physcomitrium pyriforme besteht der ausgebildete Spaltöffnungsapparat nicht aus zwei getrennten Schließzellen, sondern er stellt, wie schon W. Ph. Schimper erkannt hat, einen einzigen ringförmig geschlossenen Schlauch vor. Von mir wurde dann nachgewiesen, daß dieser Schlauch zwei symmetrisch gelagerte Zellkerne besitzt und aus der Verschmelzung zweier ursprünglich getrennter Schließzellen hervorgeht, deren Scheidewände vollständig aufgelöst werden. Bei den Polytrichumarten besitzt ein und dieselbe Kapsel häufig dreierlei Spaltöffnungen: 1. normal zweizellige, 2. solche mit fusionierten Schließzellen, 3. solche mit in der Mitte quergeteilten Schließzellen.

Welchen Sinn die Resorption der die Schließzellenden trennenden Wandungsstücke bei Azolla und Funaria hat, ist unbekannt. Vielleicht sollen dadurch Turgordifferenzen zwischen den beiden Schließzellen unmöglich gemacht werden. Da bei Polytrichum auch typisch zweizellige und sogar vierzellige Spaltöffnungen vorkommen, so kann hier die Verschmelzung der Schließzellen nur die Bedeutung einer Konstruktionsvariation haben.

Bei den Lebermoosen kommen typisch zweizellige Spaltöffnungen nur am Sporogonium von Anthoceros vor. Dagegen besitzt die thallose Geschlechtsgeneration der Marchantiaceen Spaltöffnungen, die von denen der Gefäßpflanzen und der übrigen Moose so sehr verschieden sind, daß man für sie eine besondere Bezeichnung vorschlug, und sie Atemöffnungen[25]) nannte.

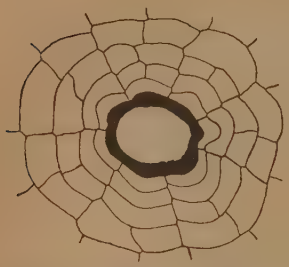


Fig. 189. Atemöffnung von Fegatella conica, Oberflächenansicht.

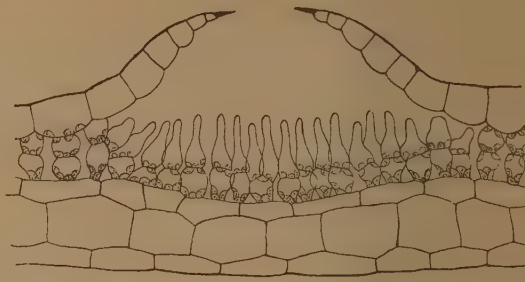


Fig. 190. Atemöffnung von Fegatella conica, Querschnittansicht.

Mit Leitgeb können wir einfache und kanalförmige Spalt- oder Atemöffnungen unterscheiden. Die ersteren sind von mehreren konzentrischen Kreisen von Zellen begrenzt, die sämtlich im Niveau der blasig aufgetriebenen Epidermis liegen. Bei Fegatella conica (Fig. 189, 190) ist der an die rundliche Öffnung grenzende Zellring mit einem fein ausgezogenen Membransaum versehen, so daß das Querschnittsbild an den Spaltöffnungsapparat der Schwimmblätter erinnert. Die unmittelbar unter der Atemöffnung gelegenen Zellen sind bei diesem Lebermoose zu farblosen, schnabelartigen Fortsätzen ausgezogen, deren Funktion noch unbekannt ist. Wenn Kamerling diese Zellen als »Verdunstungsapparate« bezeichnet, so ist dies bloß eine Vermutung. Solche einfache Atemöffnungen treten in verschiedener Ausbildung am vegetativen Thallus der meisten Marchantiaceen auf. Die Fruchtstände dagegen, sowie bei Preissia und Marchantia auch der vegetative Thallus, sind stets mit kanalförmigen Atemöffnungen versehen. Diese kennzeichnen sich dadurch, daß jede Öffnung einen tonnenförmigen Kanal vorstellt, welcher von mehreren übereinander befindlichen Zellringen begrenzt wird (Fig. 191). Schon Mirbel hat den untersten dieser Ringe als »Schließring« (anneau obturateur) bezeichnet. Kamerling rechtfertigte diesen Namen durch den Nachweis, daß der unterste Zellring bei manchen Arten eine Verengerung (Fimbriaria Stahliana) oder sogar

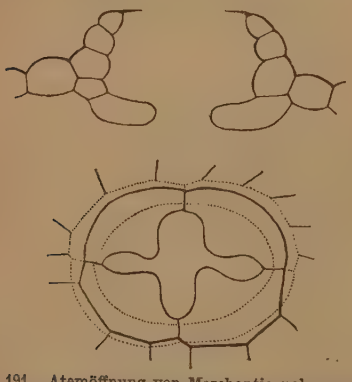


Fig. 191. Atemöffnung von Marchantia polymorpha; oben Querschnittansicht, unten innere Flächenansicht, so daß der Schließring zu oberst liegt.

einen vollständigen Verschluß (Plagiochasma Aitonia) der Spaltöffnung bewirken kann. Er besteht nämlich zumeist aus größeren Zellen und ist bei sinkendem Turgor bestrebt, sich mehr oder minder stark zu verengen. Bei Marchantia polymorpha fehlt diese Beweglichkeit, dafür sind die vier Zellen des Schließringes mit je einer großen Papille versehen, so daß die Ausgangsöffnung des Kanals in die Luftkammer zu einer kreuzförmigen Spalte wird (Fig. 191). Daß hierdurch eine Erschwerung des Gasdurchtrittes, bzw. eine Herabsetzung der Transpiration erreicht werden soll, ist nicht unwahrscheinlich.

7. Die Nebenzellen der Spaltöffnungen.

Sehr häufig sind die den Schließzellen benachbarten Epidermiszellen anders gebaut als die übrigen typischen Oberhautelemente und gehören sowohl in anatomischer Hinsicht, wie auch ihrer Funktion nach gewöhnlich zum Spaltöffnungsapparat im weiteren Sinne des Wortes. Ihre Bedeutung kann eine sehr verschiedenartige sein. So bilden sie z. B. bei den Cyperaceen und Bromeliaceen mit ihren dünnen Außen- und Innenwänden die Hautgelenke der Spaltöffnung. Sehr häufig stellen sie die Wände und wallartigen Überwölbungen der äußeren Atemhöhlen her. Bei einigen Restiaceen begrenzen ihre dickwandigen Ausstülpungen seitlich die innere Atemhöhle, bei Tradescantia viridis verstopfen sie diese.

Von W. Benecke[26]) ist darauf hingewiesen worden, daß zwei und mehr Nebenzellen besonders häufig bei Sukkulenten und überhaupt bei xerophilen Pflanzen die Schließzellen umsäumen. Er schreibt ihnen daher die Funktion zu, den Einfluß der beim Schrumpfen der Blätter unvermeidlichen Zug- und Druckwirkungen auf die Schließzellen abzuschwächen. Wenn die Außen- und Innenwände der Nebenzellen zartwandig sind, so werden sie allerdings die Schließzellen gegen den Seitendruck der schrumpfenden Epidermis schützen können, indem sie selbst zusammengedrückt werden. Ihre Aufgabe ist in diesem Fall eine analoge wie ihre Funktion als Hautgelenk; sie bewirken, daß die Umrißform des Spaltöffnungsapparates durch die starren Epidermiswände nicht beeinträchtigt wird.

8. Vorkommen, Verteilung und Lage der Spaltöffnungen.

Aus dem Umstande, daß die Spaltöffnungen die offene Kommunikation der Durchlüftungsräume der Pflanze mit der äußeren Atmosphäre herzustellen haben, erklärt sich ohne weiteres, daß diese Apparate bloß an den von Luft umgebenen Pflanzenteilen vorkommen, den Wurzeln dagegen und den submersen Teilen fehlen, und daß die Epidermis nur dort von Spaltöffnungen durchbrochen wird, wo sie ein an Interzellularräumen zum mindesten nicht armes Gewebe überdeckt. Über subepidermalen Bastrippen, Bastringen, Kollenchymsträngen usw. werden deshalb in der Regel keine oder nur spärliche Spaltöffnungen ausgebildet.

Abgesehen von den Wurzeln gibt es wohl keine Pflanzenorgane, an denen man nicht Spaltöffnungen gefunden hätte. Am reichlichsten kommen sie aber an den Laubblättern vor, den Assimilations- und zugleich auch Transpirations-

organen der Pflanze. Hier kommen durchschnittlich 100—300 Spaltöffnungen auf den Quadratmillimeter. Im Maximum wurden von Ad. Weiß[27]) auf der Blattunterseite von Olea europaea 675, von Unger bei Brassica Rapa 716 auf dem Quadratmillimeter gefunden. Wie der Bau, so steht auch die Menge der Spaltöffnungen in Beziehung zu der Transpirationsgröße der betreffenden Pflanzen, beziehungsweise zu ihren Standorten; allein diese Beziehungen sind offenbar weit verwickelter, als es auf den ersten Blick erscheinen möchte. Es ist eben nicht zu vergessen, daß die Spaltöffnungen bei den verschiedenen Pflanzen sehr verschieden gebaut sind. Die Durchmesser der Zentralspalten sind großen Schwankungen unterworfen, die Einsenkung unter das Niveau der Epidermis ist ungleich groß usw. So kann es kommen, daß eine Spaltöffnung der einen Pflanze in bezug auf den Gasaustausch ebensoviel leistet, wie 2 bis 3 Spaltöffnungen einer anderen Pflanze; damit ist auch schon gesagt, daß ein weitergehender Parallelismus zwischen der Menge der Spaltöffnungen und den Feuchtigkeitsverhältnissen der jeweiligen Standorte nicht zu erwarten ist. Bloß im allgemeinen läßt sich der Satz aufstellen, daß mit der wachsenden Trockenheit des Standortes die Zahl der Spaltöffnungen abnimmt. Einer von Tschirch zusammengestellten Tabelle entnehme ich folgende, den angeführten Satz illustrierende Zahlen:

		Zahl der Spaltöffnungen auf 1 qmm	
		Blattoberseite	Blattunterseite
Nymphaea alba	Wasser	460	0
» thermalis		625	0
Quercus Robur	Feuchte Wälder	0	346
» pedunculata		0	288—438
Prunus domestica	Obstgärten	0	253
Pirus Malus		0	246
Triticum sativum	Felder	47	32
Avena sativa		40	27
Sedum acre	Steinige Stellen	21	14
Sempervivum tectorum	Trockene Stellen	11	14

Begreiflicherweise erhält man um so vergleichbarere Zahlen, je näher die betreffenden Pflanzenformen einander verwandt sind. Von Zingeler, der verschiedene Carexarten verglich, und Pfitzer, der seine Untersuchungen auf Gräser beschränkte, sind deshalb verhältnismäßig sehr übereinstimmende Zahlen ermittelt worden.

An dorsiventral gebauten Blättern treten die Spaltöffnungen hauptsächlich auf der Unterseite auf, d. i. auf derselben Seite, die das interzellularreiche Schwammparenchym zur Ausbildung bringt. Nicht selten kommen aber auch auf der Blattoberseite, über dem Palisadengewebe Spaltöffnungen vor, zuweilen sogar in beträchtlicher Anzahl. Dies wird auch deshalb den Gaswechsel befördern, weil dadurch ein »Durchzug« der Luft quer durch die Blattfläche ermöglicht wird. Isolaterale Blätter, die beiderseits gleich gebaut sind, führen auch eine gleiche Anzahl von Spaltöffnungen auf beiden Seiten. Daß auf dem Wasser schwimmende Blätter die Stomata ausschließlich auf der Oberseite ausbilden, bedarf keiner Erläuterung.

Die Spaltöffnungen sind in der mit ihnen versehenen Epidermis entweder gleichmäßig verteilt, oder in Gruppen und Längsstreifen angeordnet. In letz-

terem Falle besitzen sie dann häufig gemeinschaftliche innere und äußere Atemhöhlen.

Hinsichtlich der Lage der Spaltöffnungen in bezug auf die Organoberfläche ist bereits früher darauf hingewiesen worden, daß sie bei nicht xerophilen Pflanzen gewöhnlich im Niveau der Epidermis liegen; ebenso ist ihre Einsenkung unter dasselbe bei xerophilen Gewächsen und überhaupt bei solchen Pflanzen, die einen ausgiebigen Transpirationsschutz benötigen, schon früher erörtert worden. Es ist hier daher nur die dritte Lagerungsweise zu besprechen, die Erhebung der Spaltöffnungen über das Niveau der Epidermis, welche in sehr verschiedenartigen Abstufungen zu beobachten ist. Zuweilen ist sie kaum angedeutet, in manchen Fällen aber, wie z. B. am Fruchtstiel von Cucurbita Pepo, so stark ausgeprägt, daß die Spaltöffnung am Scheitel einer kegelförmigen oder zylinderischen Papille liegt, die von der Atemhöhle durchzogen wird (Fig. 192). Der biologische Vorteil, welcher mit dieser Lage der Spaltöffnungen verbunden ist, dürfte in einer Steigerung der Transpiration bestehen. Dafür spricht der Umstand, daß emporgehobene Spaltöffnungen nicht selten an Pflanzen feuchter, schattiger Standorte, wie z. B. bei verschiedenen Farnen, vorkommen. Auch leicht benetzbare Blätter besitzen oft emporgehobene Spaltöffnungen, was vielleicht als Schutzmittel gegen eine länger andauernde kapillare Verstopfung der Spalten mit Wasser zu deuten ist. Andererseits ist diese Lage der Stomata auch an sehr stark behaarten Blättern, in gemeinschaftlichen äußeren Atemhöhlen und Längsrinnen zu beobachten; in diesem Falle läßt sich kaum ein plausibler Grund dafür angeben.

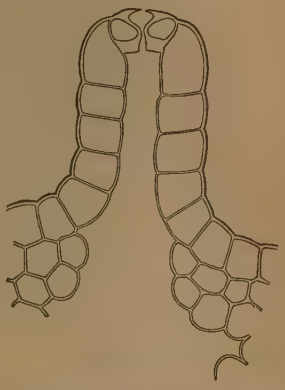


Fig. 192. Emporgehobene Spaltöffnung am Fruchtstiel von Cucurbita Pepo.

9. Funktionsverlust und Funktionswechsel der Spaltöffnungen.

Bei vielen Pflanzen verlieren die Schließzellen mit dem Alter in höherem oder geringerem Grad ihre Beweglichkeit, so daß ein vollständiger Spaltenverschluß nicht mehr möglich ist. Verhältnismäßig früh geht die Verschlußfähigkeit der Spaltöffnungen bei den Schwimmgewächsen und anderen Wasserpflanzen verloren, ferner bei manchen Bewohnern sehr feuchter, schattiger Standorte, was zweifellos mit der geringeren Schutzbedürftigkeit gegen zu starke Transpiration zusammenhängt. Dabei ist aber ausdrücklich zu bemerken, daß bei keiner der von Leitgeb und mir untersuchten Pflanzen die Fähigkeit zur Erweiterung oder Verengerung der Spalten von Anfang an vollkommen fehlt. Bei Lemna minor fand ich an ausgewachsenen Sprossen die Beweglichkeit der Schließzellen so gut wie ganz erloschen. Bei Lymnocharis nymphoides wird nach Glyzerinzusatz die Mehrzahl der Spaltöffnungen geschlossen, häufig ist aber der Verschluß ein unvollständiger. Bei Salvinia natans findet bereits an noch jungen Blättern zumeist nur eine Spaltenverengerung statt, wenn der

Turgor der Schließzellen aufgehoben wird. Bei Impatiens parviflora mit ihrem so leicht welkenden Laube sind die Spaltöffnungen im jugendlichen Zustande sämtlich verschlußfähig; am ausgewachsenen Blatte sind jene der Oberseite vollständig verschließbar, jene der Unterseite werden nach Glyzerinzusatz zum Teil ganz geschlossen, zum Teil bloß verengert; eine nicht unbeträchtliche Anzahl bleibt aber weit offen und hat ihre Beweglichkeit vollständig eingebüßt. Auch sonst läßt sich häufig beobachten, daß die Spaltöffnungen eines Blattes sehr ungleichzeitig ihre Verschlußfähigkeit verlieren, was wahrscheinlich mit ihrem ungleichen Alter zusammenhängt.

Von einem eigentlichen Funktionsverluste der Spaltöffnungsapparate kann aber erst dann gesprochen werden, wenn sich derselbe bereits in der phylogenetischen Entwickelung einstellt, wenn also rückgebildete Spaltöffnungen vorliegen. Solche Rückbildungserscheinungen habe ich in verschiedenen Stufen an den Kapseln mehrerer Laubmoose beobachtet. Am meisten rückgebildet sind aber die Spaltöffnungen der Sphagnumkapsel. Von den mehr als 300 Spaltöffnungen, die an der Kapsel von Sphagnum acutifolium angelegt werden, kommt es bei keiner zur Ausbildung einer Spalte zwischen den beiden sich noch ganz scharf differenzierenden Schließzellen, und ebenso unterbleibt auch die Ausbildung einer inneren Atemhöhle. Dieser weitgehenden Rückbildung der Spaltöffnungen entspricht das vollständige Fehlen eines Assimilationsgewebes. Bei phanerogamen Saprophyten und Parasiten hat Porsch eine mehr oder minder ausgesprochene Rückbildung der Spaltöffnungsapparate beobachtet. Doch ist nicht außer acht zu lassen, daß selbst bei vollständigem Chlorophyllmangel, bzw. Ausfall des Assimilationsgaswechsels, größere und namentlich rasch wachsende, von Luft umspülte Pflanzenorgane des Atmungsgaswechsels halber eine wenn auch geringere Anzahl funktionsfähiger Spaltöffnungsapparate kaum entbehren können.

An den submersen Blatt- und Stengelteilen mancher Wasserpflanzen und amphibischen Gewächse treten nicht selten als Reminiszenz an die terrestrische Lebensweise Spaltöffnungen auf, die nach Porsch[28]) verschiedene Einrichtungen erkennen lassen, um die Infiltration der Durchlüftungsräume mit Wasser zu verhüten. Zunächst können die Schließzellen noch ganz normal ausgebildet sein, allein die Spalte bleibt dauernd geschlossen (Callitriche verna, Hippuris vulgaris). In anderen Fällen entsteht zwar noch eine Spalte, allein die Vor- und Hinterhofleisten sind stark entwickelt und legen sich dicht aneinander, zuweilen auch übereinander (Calla palustris, Menyanthes trifoliata). Ein vollständiger Verschluß wird erzielt, wenn die Schließzellen überhaupt nicht mehr vollständig auseinanderweichen, indem ihre äußeren Cuticularleisten miteinander verwachsen bleiben (Potamogeton natans), oder indem sich die Trennung der Schließzellen auf die inneren Cuticularleisten beschränkt (Polygonum amphibium, Schoenoplectus lacustris). So kommen sehr eigentümliche Querschnittsbilder zustande. —

Da die Spaltöffnungen normalerweise die einzigen Durchbrechungen der Epidermis vorstellen, so erscheint es begreiflich, daß die Pflanze von ihnen nicht selten auch in jenen Fällen Gebrauch macht, wo es sich um die Ausscheidung von tropfbar flüssigen Stoffen handelt. Hierher gehören vor allem die sogenannten Wasserspalten, sowie die sogenannten Saftventile verschiedener

Nektarien. Die angeblich Wachs ausscheidenden Stomata mancher Früchte (Cydonia japonica, Rosa glandulosa, Prunus Cerasus usw.) sind noch näher zu untersuchen.

Einen sehr merkwürdigen Funktionswechsel haben, wie von Macfarlane und von mir festgestellt und von Bobisut eingehender untersucht wurde, die Spaltöffnungen in der »Gleitzone« der Nepentheskannen erfahren[29]). Schon Goebel hat beobachtet, daß diese mit einem Wachsüberzug versehene Zone der Kanneninnenfläche mit kleinen halbmondförmigen Zellen versehen ist, die mit ihren Konvexseiten der Kannenmündung zugekehrt sind. Von mir wurde dann die Ansicht geäußert, daß diese Zellen zufolge ihrer Gestalt und Orientierung herabkriechenden Insekten als Stützpunkte dienen können, während sie beim Emporkriechen keinen Halt gewähren. Knoll dagegen meint, daß aufkriechende Insekten beim Ausgleiten an den zahlreichen vorragenden Zellen so stark gerüttelt werden, daß sie den Halt verlieren und in die Kanne zurückstürzen.

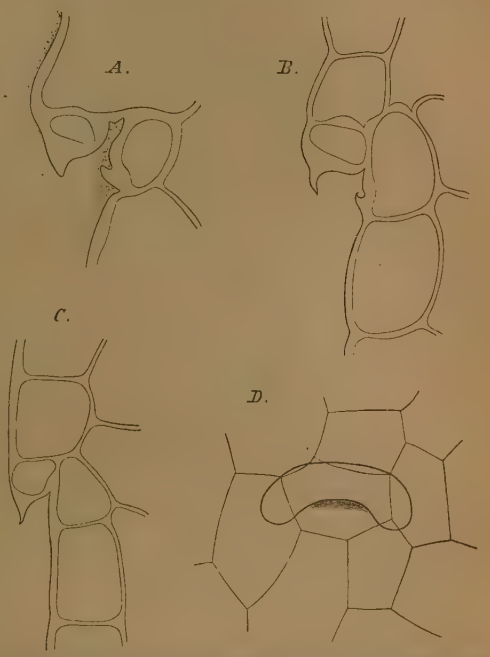


Fig. 193. Umgewandelte Schließzellen auf der Innenfläche einer Blattkanne von Nepenthes Rafflesiana in natürlicher Lage. *A* beide Schließzellen sind noch deutlich erkennbar; *B* untere Schließzelle schon stark rückgebildet, äußere Cuticularleiste noch vorhanden. *C* untere Schließzelle ganz rückgebildet. *D* Flächenansicht des umgewandelten Spaltöffnungsapparates. (Nach Bobisut.)

Diese eigentümlichen halbmondförmigen Zellen sind nun nichts anderes als emporgehobene Schließzellen quergestellter Spaltöffnungsapparate, die ihre ursprüngliche Funktion aufgegeben und zu Hilfsapparaten beim Insektenfang geworden sind. Bei Nepenthes Rafflesiana lassen sich verschiedene Übergangsstufen dieses Funktionswechsels beobachten (Fig. 193). Das Wesentliche dabei ist, daß die obere, der Kannenmündung zugekehrte Schließzelle jeder Spaltöffnung über das Niveau der unteren Schließzelle stark emporgehoben wird, womit eine ganz asymmetrische Ausbildung des ganzen Apparates verbunden ist. Die obere Schließzelle zeigt auf dem Querschnitte eine verhältnismäßig geringere Veränderung; ihre äußere Cuticularleiste bleibt erhalten und verbreitert sich sogar bisweilen etwas, die innere Cuticularleiste dagegen wird ganz rückgebildet (Fig. 193 *A*, *B*, *C*). Die untere Schließzelle, die im Niveau der Epidermiszellen bleibt, verändert ihre Querschnittsform viel stärker; ihre äußere Cuticularleiste ist häufig noch erhalten (Fig. 193 *A*, *B*), aber meist

stark rückgebildet oder nur noch angedeutet; zuweilen ist sie ganz verschwunden und dann ist diese »Schließzelle« von einer gewöhnlichen Epidermiszelle kaum mehr zu unterscheiden (Fig. 193 *C*). Der Vorhof des metamorphosierten Spaltöffnungsapparates ist natürlich, wenn auch in verzerrter Form, stets erhalten; bisweilen kommt es auch noch zur Ausbildung einer Zentralspalte; der Hinterhof, sowie die innere Atemhöhle fehlen gänzlich. — Daß bei Nepenthes Spaltöffnungsapparate zu mechanischen Hilfsapparaten beim Insektenfang umgewandelt wurden, ist wohl eine der interessantesten Erscheinungen des Funktionswechsels auf pflanzenanatomischem Gebiete.

B. Die Lenticellen[30]).

So wie die Epidermis wird auch das Periderm von Pneumathoden durchsetzt, welche seit de Candolle als Lenticellen bezeichnet werden. Schon in der Entwickelungsgeschichte macht sich die analoge Bedeutung der Spaltöffnungen und Lenticellen geltend: an den jungen Trieben unserer Holzgewächse entsteht jede Lenticelle, wie schon Unger beobachtet hat, unter einer Spaltöffnung, und setzt so gewissermaßen deren Funktion fort, nachdem an Stelle der Epidermis das Periderm getreten ist.

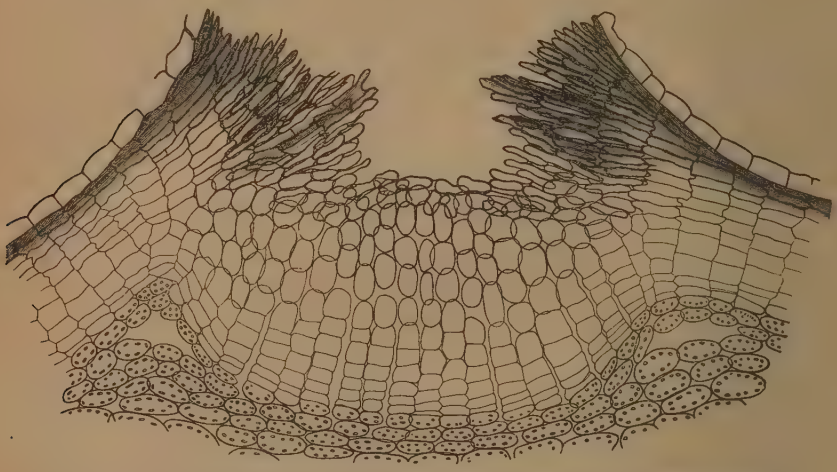


Fig. 194. Lenticelle eines Zweiges von Sambucus nigra (im Sommer des 2. Vegetationsjahres).

Die Lenticelle ist im ausgebildeten Zustand ein linsenförmiger, in das Periderm eingesetzter Gewebekörper. Zu innerst besteht sie aus der meristematischen Verjüngungsschicht, die seitlich ringsum im Phellogen ihre Fortsetzung findet. Der Hauptsache nach wird aber die Lenticelle von einem interstitienreichen Füllgewebe gebildet, nach dessen Beschaffenheit man mit Stahl zwei Haupttypen dieser Organe unterscheiden kann. Der einfachere Typus wird durch eng verbundene Füllzellen charakterisiert, so daß das Füllgewebe trotz seiner Interzellularen ziemlich dicht und derb ist. Hierher gehören die Lenti-

cellen von Sambucus (Fig. 194), Lonicera, Evonymus, Salix, Gingko u. a. Weit häufiger ist aber der zweite Typus, der sich durch rundliche, locker verbundene Füllzellen auszeichnet. Damit nun das lockere Füllgewebe, das meist eine brüchige oder pulverige Beschaffenheit zeigt, nicht auseinanderfalle, werden von der Verjüngungsschicht zeitweise sogenannte Zwischenstreifen gebildet, welche aus einer oder mehreren Schichten von eng verbundenen Zellen bestehen und von Interzellulargängen quer durchsetzt werden. Auf diese Weise halten die Zwischenstreifen als derbe, über das Füllgewebe gespannte Häute das ebengenannte Gewebe zusammen, ohne den Gasaustausch zu verhindern. Die Zwischenstreifen werden von dem nachrückenden Füllgewebe schließlich gesprengt und dann nach einiger Zeit durch neue ersetzt. Diesem Typus gehören die Lenticellen von Ulmus, Robinia, Sophora, Alnus, Betula, Sorbus, Prunus, Aesculus u. a. an. — Bei beiden Typen sind die Zellen des Füllgewebes abgestorben, lufthaltig und mit dünnen, oft gebräunten Wandungen versehen.

Die Wegsamkeit der Lenticellen für Gase ergibt sich schon aus ihrem anatomischen Bau. Die Interzellularen der Rinde setzen sich in Durchlüftungskanäle fort, welche die Verjüngungsschicht quer durchsetzen, sich im Füllgewebe allseits ausbreiten, die Zwischenstreifen durchqueren und, da die Epidermis über der ausgebildeten Lenticelle stets gesprengt ist, schließlich direkt mit der äußeren Atmosphäre kommunizieren. Auch auf experimentellem Wege kann man sich von der Funktion der Lenticellen als Pneumathoden leicht überzeugen. Wenn man einen mit Lenticellen versehenen Zweig luftdicht an den kürzeren Schenkel eines U-förmig gekrümmten Glasrohres befestigt, den ganzen Zweig bis zur oberen, zugekitteten Schnittfläche in ein mit Wasser gefülltes Glasgefäß taucht und in den längeren Schenkel des Glasrohres Quecksilber gießt, so sieht man schon bei ganz geringem Druck reichliche Luftblasen aus den Lenticellen austreten.

Was hier über die Beziehungen der Lenticellen zum Gasaustausch im allgemeinen gesagt wurde, das gilt natürlich auch für die Transpiration im besonderen. Wenn nun auch in letzterer Hinsicht den Lenticellen lange nicht jene Bedeutung zukommt, wie den Spaltöffnungen, so erschien es mir doch nicht ohne Interesse, einige zahlenmäßige Daten über die Beeinflussung der Transpiration durch die Lenticellen zu gewinnen. Die Versuche wurden in der Weise durchgeführt, daß ich ältere Zweigstücke verschiedener Bäume an den Schnittflächen mit Siegellack fest verschloß und die Lenticellen mit dickflüssigem Asphaltlack verklebte; an ebenso großen Vergleichzweigen wurden die Asphalttüpfelchen in gleicher Anzahl und Größe zwischen den Lenticellen angebracht. Durch tägliche Wägungen bestimmte ich die Gewichtsverluste der Zweige und konnte so den Einfluß der Lenticellen auf die Wasserabgabe seitens der Zweige zahlenmäßig feststellen. Nachstehende kleine Tabelle enthält einige Versuchsresultate in übersichtlicher Zusammenstellung. Die mitgeteilten Zahlen bedeuten die jeweiligen Gewichtsverluste, ausgedrückt in Prozenten des Anfangsgewichtes der Zweige.

Die Unterschiede in der Transpiration der Zweige mit offenen und verklebten Lenticellen sind also nicht unansehnlich. Auch Klebahn, der diese Versuche mit den Zweigen anderer Bäume wiederholt hat, fand ähnliche Unterschiede.

Zeitangabe	Sambucus nigra Lenticellen		Triaenodendron caspicum Lenticellen		Morus alba Lenticellen	
	offen	geschlossen	offen	geschlossen	offen	geschlossen
Nach 5 Tagen	10,60	7,66	5,35	3,58	9,76	9,26
» 10 »	19,65	15,90	11,10	7,69	19,84	17,47
» 15 »	28,02	23,71	16,41	12,18	27,75	24,62

Bezüglich der Verteilung der Lenticellen ist zu erwähnen, daß sie meinen Beobachtungen zufolge an vertikal stehenden Zweigen ringsum ziemlich gleichmäßig verteilt sind, an horizontal stehenden dagegen auf der Unterseite viel reichlicher auftreten, als auf der Oberseite. Doch gleicht sich mit zunehmendem Alter der Äste diese ungleiche Verteilung allmählich aus. Besonders auffallend sind in dieser Hinsicht Gleditschienzweige (Gl. triacanthos), von denen z. B. ein einjähriges, 20 cm langes Zweigstück auf der Oberseite durchschnittlich 73, auf der Unterseite 210 Lenticellen aufwies. Daß in dem Vorwiegen dieser Organe auf der Zweigunterseite eine Erscheinung vorliegt, die analog ist dem Vorwiegen der Spaltöffnungen auf der Blattunterseite, dies kann wohl bei der Gleichartigkeit der physiologischen Funktion dieser Organe nicht bezweifelt werden. Nach Devaux treten die Lenticellen auch in der Nähe der Laubblattbasen reichlicher auf; an den Insertionsstellen der Nebenwurzeln sind nach ihm normalerweise stets eine oder zwei Lenticellen vorhanden.

Eine gewisse Ähnlichkeit mit gewöhnlichen Lenticellen besitzen die sog. Staubgrübchen an den Stämmen und Blattstielen der Cyatheaceen und Marattiaceen. Sie sind in neuerer Zeit namentlich von E. Hannig[31]) genauer studiert worden. So wie die Lenticellen entstehen auch sie unter Spaltöffnungen und stellen rundliche oder ovale Grübchen vor, über denen die Epidermis zerrissen ist, und deren Inneres ein lockeres, interzellularreiches Füllgewebe einnimmt. Eine zusammenhängende Verjüngungsschicht fehlt, doch treten in den angrenzenden Parenchymzellen unregelmäßige Zellteilungen auf, die Füllgewebe liefern. Daß man es in diesen Staubgrübchen mit Pneumathoden zu tun hat, dürfte kaum zu bezweifeln sein. Bei den Marattiaceen fungieren sie als solche nur während der Entfaltung der Knospe und schließen sich, wenn die Blattspreite selbständig zu assimilieren vermag.

C. Die Pneumathoden der Luftwurzeln.

1. Die Pneumathoden der Atemwurzeln. Schon bei früherer Gelegenheit wurde erwähnt, daß bei den Atemwurzeln der Jussiaeaarten das Aerenchym nach Zersprengung der Epidermis direkt an das umgebende Medium grenzt. Gewöhnlich sind aber die Atemwurzeln mit besonderen Pneumathoden ausgerüstet, die bei Avicennia officinalis und Laguncularia racemosa im wesentlichen den Bau gewöhnlicher Lenticellen zeigen, von denen die mehrschichtige Korkhülle durchbrochen wird. Bei Sonneratia acida wird die Atemwurzel nach Goebel von dünnen Korkhäuten, die aus je drei Zellagen bestehen, umgeben; sie wechseln mit 1—2 und mehr Schichten von kugeligen Zellen ab, die an die Füllzellen der Lenticellen erinnern, während die Korkhäute mit den Zwischenstreifen zu vergleichen wären. So ist die ganze Wurzel gewissermaßen

mit einer einzigen Pneumathode versehen, die, wie Karsten bemerkt, mit einer über die gesamte Oberfläche verbreiteten, großen Lenticelle vergleichbar ist. Einen eigentümlichen Bau weisen die von Jost untersuchten Pneumathoden der Atemwurzeln verschiedener Palmen, besonders Phoenixarten, auf. Sie erscheinen dem unbewaffneten Auge als weißliche, mehlige Gewebepartien, die entweder nur die angeschwollene Wurzelspitze bedecken, oder gleichfalls etwas angeschwollene Querzonen der Wurzel ringförmig umgeben. Bei mikroskopischer Untersuchung sieht man, daß an den betreffenden Stellen über dem Rindenparenchym an Stelle des hypodermalen Bastringes rundzelliges Sklerenchym mit Interzellularspalten auftritt, das dann noch von einer interzellularreichen, relativ dünnwandigen Schwammgewebsschicht bedeckt wird. Schon ein geringer Druck reicht hin, um analog wie bei lenticellentragenden Zweigen Luft durch die Pneumathoden zu pressen.

2. Die Pneumathoden der Orchideenluftwurzeln[32]) sind bereits von Leitgeb eingehend beschrieben worden, ihre Funktion hat aber erst A. F. W. Schimper erkannt. Sie geben sich dem unbewaffneten Auge als ziemlich auffallende weiße Flecken zu erkennen, die besonders deutlich hervortreten, wenn sich die Wurzelhülle mit Wasser vollgesogen hat. Meist sind sie in der Richtung der Wurzelachse gestreckt und in mehr oder minder regelmäßigen Längsreihen angeordnet; bei zylindrischen Luftwurzeln zeigen sie eine ringsum gleichmäßige Verteilung, bei bandförmig dorsiventralen, wie z. B. den grünen, als Assimilationsorgane fungierenden Luftwurzeln von Aeranthus fasciola und Taeniophyllum Zollingeri, treten sie bloß an der dem Substrat zugekehrten, bzw. auf der Schattenseite auf.

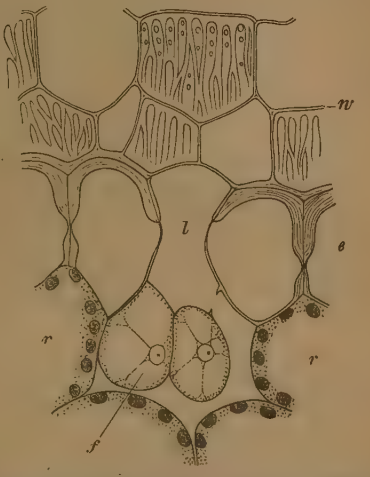


Fig. 195. Pneumathode der assimilierenden Wurzel von Taeniophyllum Zollingeri (Querschnittsansicht). *w* Wurzelhülle. *e* Exodermis. *l* luftführende Exodermiszelle, deren untere, rechte Wand grob durchlöchert ist. *r* chlorophyllführende Rinde. *f* Füllzellen.

Jede Pneumathode setzt sich aus drei Teilen zusammen, einem zur Wurzelhülle, einem zur Exodermis und einem zum Rindenparenchym gehörigen Teile. Der erste besteht aus einer keilförmigen Partie der Wurzelhülle, deren Zellen sich histologisch durch derbere Membranverdickungen auszeichnen; die Spiralfasern sind zahlreicher, oder an ihrer Stelle tritt eine gleichmäßige Membranverdickung mit spaltenförmigen Tüpfeln auf. In physiologischer Hinsicht sind diese Zellen dadurch gekennzeichnet, daß sie, wie schon Leitgeb gefunden hat, die Luft hartnäckig festhalten, wenn sich die übrigen Zellen der Wurzelhülle mit Wasser vollsaugen. Diese keilförmige Gewebepartie sitzt mit ihrer Kante einer einzigen, selten zwei bis drei dünnwandigen, gestreckten, luftführenden Exodermiszellen auf (Fig. 195*l*), an welche innen eine oder mehrere

Reihen von rundlichen Parenchymzellen grenzen (Fig. 195*f*), die von Janczewski ihres farblosen, wässerigen Inhalts wegen als »cellules aquifères« bezeichnet werden, die aber zufolge der weiten Interzellularräume, die sie zwischen sich frei lassen, eher mit den Füllzellen der Lenticellen zu vergleichen sind. Die lufterfüllten Interzellularen grenzen auch direkt an die dünnwandige, lufthaltige Exodermiszelle. Bei Taeniophyllum Zollingeri beobachtete ich, daß die Innenwand dieser Zelle dort, wo sie an die Interzellularen grenzt, stellenweise resorbiert wird, so daß große Löcher entstehen, die eine offene Kommunikation der Interzellularräume mit dem Lumen der dünnwandigen Exodermiszelle herstellen.

Die Pneumathoden der Orchideenluftwurzeln stellen demnach zwar keine offenen Ausführungsgänge des Durchlüftungssystems vor, indem wenigstens die Außenwand der lufthaltigen Exodermiszelle vollkommen intakt bleibt, doch ist die Permeabilität aller Zellwandungen der Pneumathode für Luft nach Schimpers Beobachtungen eine so große, daß auch auf dem Wege der Membrandiffusion ein genügender Gasaustausch erfolgen kann.

IV. Die Entwickelungsgeschichte des Durchlüftungssystems.

Was für die verschiedenen Gewebesysteme gilt, hat auch für das System der lufterfüllten Interzellularräume Geltung; ihre Entwickelungsgeschichte kann eine sehr verschiedenartige sein. Die meisten Durchlüftungsräume entstehen schizogen, d. h. durch einfaches Auseinanderweichen der Zellen unter Spaltung der ursprünglich gemeinsamen Wände, bzw. der Mittellamelle. Hierher gehören z. B. die Luftgänge und Luftkammern von Papyrus antiquorum, Lemna, Trapa, Potamogeton, Ceratophyllum, Nymphaeaceen usw. In anderen Fällen entstehen die Durchlüftungsräume lysigen oder rhexigen, d. h. durch Desorganisation, durch Kollabieren und Zerreißen vergänglicher Zellen und Zellgruppen, zwischen denen allerdings zunächst erst kleinere schizogene Interzellularen gebildet werden. Als Beispiele sind die Luftgänge der meisten Cyperaceen, Gramineen und Equiseten zu nennen. Im einzelnen zeigt sich nun in der Entstehung der schizogenen und lysigenen Durchlüftungsräume eine überaus große Mannigfaltigkeit[33]).

Das Aerenchym ist teils grundmeristematischen Ursprungs, teils geht es aus einem Folgemeristem hervor, welches entwickelungsgeschichtlich dem Phellogen homolog ist.

Die Zellen des gesamten Spaltöffnungsapparates sind teils protodermalen, teils grundparenchymatischen Ursprungs. Die Schließzellen gehen natürlich stets aus einer protodermalen Mutterzelle hervor, sie sind Schwesterzellen; doch treten gewöhnlich, bevor es zur Bildung der Scheidewand zwischen den Schließzellen kommt, vorerst noch vorbereitende Teilungen auf, die sich in sehr verschiedenartiger Weise vollziehen können[34]). Ihnen verdanken die Nebenzellen des Spaltöffnungsapparates ihre Entstehung. Ohne auf die zahlreichen Variationen dieses Vorganges näher einzugehen, sei hier bloß auf die Entstehung des Spaltöffnungsapparates bei den Crassulaceen und bei Mercurialis hingewiesen. Die

protodermale Urmutterzelle teilt sich bei diesen Pflanzen nach den Normen des Scheitelzellwachstums, und zwar bei den Crassulaceen nach drei verschiedenen Richtungen, bei Mercurialis nach dem Typus der zweischneidigen Scheitelzelle, durch alternierend rechts und links auftretende Wände (Fig. 196).

Die Lenticellen können sowohl an jungen, noch mit der Epidermis versehenen Trieben entstehen, wie auch an älteren, bereits vom Periderm umgebenen Zweigen. Im ersteren Fall ist ihre Entstehung nach Stahl die folgende: Die unter einer Spaltöffnung gelegenen, die Atemhöhle begrenzenden Parenchymzellen teilen sich unter Größenzunahme, und ihre Tochterzellen bringen als farbloses Füllgewebe die Atemhöhle zum Verschwinden. Durch tangentiale Teilungen einer uhrglasförmigen Zellage wird die Verjüngungsschicht gebildet, die stets neue Füllzellen nach außen abscheidet. Infolge des Druckes seitens der andrängenden Füllzellen wölbt sich die Epidermis immer mehr empor und zerreißt endlich. Das nunmehr austretende Füllgewebe bildet die kleinen wulstförmigen Erhabenheiten der Lenticelle. — An älteren, bereits mit Periderm versehenen Zweigen entstehen die Lenticellen derart, daß an bestimmten Stellen das Phellogen statt interstitienloser Korkzellen das an Interzellularen reiche Füllgewebe bildet und so zur Verjüngungsschicht der Lenticelle wird. Wie im früheren Falle die Epidermis, wird bei dieser Entstehungsweise die über dem Füllgewebe befindliche Korklage zerrissen.

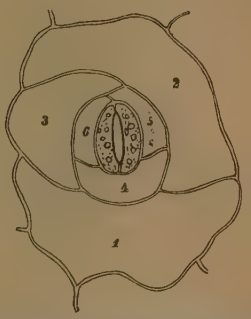


Fig. 196. Spaltöffnungsapparat von Sempervivum sp. samt seinen Nebenzellen; diese sind ihrer Entstehungsfolge nach beziffert.

Anmerkungen.

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. I, S. 158ff.; J. Wiesner, Versuche über den Ausgleich des Gasdruckes in den Geweben der Pflanzen, Sitzungsber. der Wiener Akademie d. Wiss., Bd. LXXIX, I. Abth., 1879; Lietzmann, Über die Permeabilität vegetabilischer Zellmembranen in bezug auf atmosphärische Luft, Flora, 1887; Wiesner und Molisch, Untersuchungen über die Gasbewegung in der Pflanze, Sitzungsber. der Wiener Akademie d. Wiss., Math.-naturw. Cl., Bd. XCVIII, I. Abth., 1889.

2) Ch. Luerssen, Bot. Ztg., 1873; Derselbe, Sitzungsberichte der naturf. Gesellschaft zu Leipzig, 1875.

3) Vgl. R. Kühn, Untersuchungen über die Anatomie der Marattiaceen und anderer Gefäßkryptogamen, Flora, 1889, S. 487. Das von Kühn untersuchte Material wurde von Goebel bei Tjibodas (Java) gesammelt und gehörte einer mit Nephrodium stipellatum nahe verwandten Art an. Die von mir untersuchten Wedel habe ich in der Schlucht des Tjiapus am Fuße des Salak bei Buitenzorg (Java) gesammelt.

4) M. Raciborski, Über die Vorläuferspitze, Flora, Bd. LXXXVII, 1900.

5) E. Stahl, Einige Versuche über Transpiration und Assimilation, Bot. Ztg., 1894. F. Blackman, Experimental researches on vegetable assimilation and respiration, I. und II., Philosophical Transactions of the Royal Society of London, vol. CLXXXVI, 1895.

6) F. W. C. Areschoug, Der Einfluss des Klimas auf die Organisation der Pflanze, insbesondere auf die anatomische Struktur der Blattorgane, Bot. Jahrbücher, herausgeg. von Engler, Bd. II, 5. Heft, 1882.

7) A. Tschirch, Linnaea, Neue Folge, Bd. IX, Heft 3 und 4, S. 154 ff.

8) K. Goebel, Wasserpflanzen, Pflanzenbiologische Schilderungen, II. Theil, 1891, S. 26. — Auch die büschelförmigen Auswüchse an den Blättern verschiedener Podostemaceen vergleicht Goebel mit Kiemen und nennt sie »Kiemenbüschel«, obgleich sie dicht mit Chlorophyllkörpern und Stärke versehen sind und deshalb von Warming als Verstärkungen des Assimilationsapparates aufgefaßt werden, eine Annahme, welcher auch Goebel beipflichtet. Die Bezeichnung »Kiemenbüschel« ist hier deshalb nicht recht am Platze, weil man unter »Kiemen«, auch nach Übertragung dieses Begriffes auf das botanische Gebiet, ausschließlich Atmungsorgane zu verstehen hat.

9) H. Schenck beschränkt die von ihm eingeführte Bezeichnung »Aerenchym« auf das dem Kork homologe, von einem Phellogen erzeugte Durchlüftungsgewebe. Ich pflichte Goebel bei, wenn er es (l. c. S. 256) für zweckmäßig erklärt, den Begriff des Aerenchyms nicht entwickelungsgeschichtlich, sondern biologisch (bzw. anatomisch-physiologisch) zu umgrenzen.

10) J. Rosanoff, Über den Bau der Schwimmorgane von Desmanthus natans Willd., Bot. Ztg., 1871. K. Goebel, Über die Luftwurzeln von Sonneratia, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., 1886. L. Jost, Ein Beitrag zur Kenntniss der Atmungsorgane der Pflanzen, Bot. Ztg., 1887. H. Schenck, Über die Luftwurzeln von Avicennia tomentosa und Laguncularia racemosa, Flora, 1889; Derselbe, Über das Aerenchym, ein dem Kork homologes Gewebe bei Sumpfpflanzen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XX, 1889. G. Karsten, Über die Mangrove-Vegetation im malayischen Archipel, Bibliotheca botanica, 22. Heft, 1891, S. 46 ff. A. Wieler, Die Funktion der Pneumathoden und des Aerenchyms, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXXII, 1898. Wieler stellt in dieser Abhandlung die Funktion des Aerenchyms als Durchlüftungsgewebe ohne zureichende Gründe in Frage.

11) F. Gürtler, Über interzelluläre Haarbildungen, insbesondere über die sog. inneren Haare der Nymphacaceen und Menyanthoideen, Inaug.-Dissertation (Berlin) 1905. Vgl. auch die hier zitierte Literatur.

12) M. Westermaier, Zur Kenntniss der Pneumatophoren, Freiburg (Schweiz) 1906.

13) Die Gesamtbezeichnung »Pneumathoden« für sämtliche Ausführungsgänge des Durchlüftungssystems wurde von Jost (l. c.) vorgeschlagen.

14) H. v. Mohl, Welche Ursachen bewirken die Erweiterung und Verengerung der Spaltöffnungen? Bot. Ztg., 1856. Fr. Unger, Öffnen und Schliessen der Spaltöffnungen, Beiträge zur Physiologie der Pflanzen, Sitzungsberichte der Wiener Akademie d. Wiss., Bd. XXV, 1857. N. J. C. Müller, Die Anatomie und Mechanik der Spaltöffnung, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. VIII, 1872. S. Schwendener, Über Bau und Mechanik der Spaltöffnungen, Monatsberichte der Berliner Akademie d. Wiss., 1881. G. Haberlandt, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose, V. Die Spaltöffnungen der Laubmoos-Sporogonien, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XVII, 1886. H. Leitgeb, Beiträge zur Physiologie der Spaltöffnungsapparate, Mittheilungen aus dem bot. Institute zu Graz, Bd. I, 1886. R. Schaefer, Über den Einfluss des Turgors der Epidermiszellen auf die Funktion des Spaltöffnungsapparates, Inaugural-Dissertation, Berlin 1887, und Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XIX. G. Haberlandt, Zur Kenntniss des Spaltöffnungsapparates, Flora, 1887. G. Kohl, Über Assimilationsenergie u. Spaltöffnungsmechanik, Bot. Centralbl., Bd. LXIV, 1892. Schellenberg, Beiträge zur Kenntniss von Bau und Funktion der Spaltöffnungen, Bot. Ztg., 1896. Fr. Darwin, Observations on stomata, Phil. Transact. of the R. Soc. of London, Ser. B, vol. CXC, 1898, und Proc. of the R. Soc. of London, vol. LXIII, 1898. M. Westermaier, Über Spaltöffnungen und ihre Nebenapparate, Festschrift für Schwendener, Berlin 1899. E. B. Copeland, The mechanism of stomata, Annals of Botany, vol. XVI, 1902. O. Porsch, Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Ein Beitrag zur phylogenetischen Pflanzenhistologie, Jena 1905. In diesem inhaltsreichen Buche findet sich am Schlusse auch eine sehr vollständige Übersicht über die auf Bau, Funktion und Vorkommen der Spaltöffnungen bezüglichen Arbeiten.

H. v. Guttenberg, Anatomisch-physiol. Untersuchungen über das immergrüne Laubblatt der Mediterranflora, Bot. Jahrbücher, herausgeg. von A. Engler, Bd. XXXVIII, 1907. Florian Kraus, Ein Beitrag zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der Pteridophyten-Spaltöffnungen, Jahresberichte des f.-b. Knabenseminars in Graz, 1914. (Die Arbeit wurde im bot. Institute der Universität Graz unter meiner Leitung ausgeführt.)

15) M. Westermaier, Monatsberichte der Berliner Akademie d. Wiss., 1881.

16) G. Haberlandt, Die physiologischen Leistungen der Pflanzengewebe, Schencks Handbuch d. Botanik, Bd. II, 1882, S. 685. Schellenberg, Beiträge zur Kenntniss von Bau und Funktion der Spaltöffnungen, Bot. Ztg., 1896. B. Lidforß, Die wintergrüne Flora, Lunds Universit. Arskrift, N. F. Afd. II, Bd. II, 1907. Fr. Hagen, Zur Physiologie des Spaltöffnungsapparates, Beiträge zur Allgem. Botanik, 1. Bd., 1916, S. 201. K. Linsbauer, Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungsbewegungen, Flora, N. F., Bd. IX, 1916.

17) E. Pfitzer, Beiträge zur Kenntniss der Hautgewebe der Pflanzen, II. Über das Hautgewebe einiger Restionaceen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. VII, 1870. A. Tschirch, Über einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort, mit specieller Berücksichtigung des Spaltöffnungsapparates, Linnaea, Neue Folge, Bd. IX, 1881; Derselbe, Der anatomische Bau des Blattes von Kingia australis R. Br., Abhandl. des bot. Vereins der Provinz Brandenburg, Bd. XXIII, 1881. K. Wilhelm, Über eine Eigenthümlichkeit der Spaltöffnungen bei Coniferen, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., 1883. G. Volkens, Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste, Berlin 1887, S. 49ff. E. Gilg, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der xerophilen Familie der Restiaceen, Englers bot. Jahrbücher, Bd. XXII, 1891. Th. Wulff, Studien über verstopfte Spaltöffnungen, Österr. bot. Zeitschrift, 1898. Brown u. Escombe, Static diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation of carbon and translocation in plants; Phil. Transact. Roy. Soc. London, Ser. B, Vol. XCIII, 1900; Dieselben, Researches on some of the physiological processes of green leaves etc., ebenda, Vol. LXXVI, 1905. O. Renner, Beiträge zur Physik der Transpiration, Flora, 100. Bd., 1910.

18) A. Merget, Sur les fonctions de feuilles. Rôle des stomates dans l'éhalation et dans l'inhalation de vapeurs aqueuses par les feuilles, Comptes rendus, t. LXXXVII, p. 293. E. Stahl, Einige Versuche über Transpiration und Assimilation, Bot. Ztg., 1894. Fr. Darwin, Observations on stomata by a new method, Proc. of the Cambridge Phil. Soc., vol. IX, 1897. Derselbe, On a self-recording method applied to the movements of stomata, Bot. Gazette, Vol. XXXVII, 1904. F. Darwin u. D. F. M. Pertz, On a new Method of estimating the aperture of stomata, Proc. of the Roy. Soc., Bd. LXXXIV, 1911. F. E. Lloyd, The Physiology of Stomata, Carnegie Institution, Washington 1908. H. Molisch, Das Offen- und Geschlossensein der Spaltöffnungen, veranschaulicht durch eine neue Methode (Infiltrationsmethode), Zeitschrift für Botanik, 4. Jahrg., 1912. E. Stein, Bemerkungen zur Arbeit von Molisch usw., Berichte der deutsch. bot. Ges., 1912.

19) Bei Beurteilung der Spaltöffnungen als kleine Öffnungen in einer Scheidewand ist zu beachten, daß ihre Querschnittsform eine elliptische ist. Um ihre Leistungsfähigkeit bei verschiedener Weite zu würdigen, darf nicht der lange oder kurze Durchmesser dieser Ellipse in Rechnung gezogen werden; da eine elliptische Öffnung für die Diffusion dasselbe leistet wie eine kreisförmige von gleicher Fläche, so muß erst eine Umrechnung auf die Kreisform vorgenommen werden; der Durchmesser dieser letzteren ist dann entscheidend für die Schnelligkeit der Diffusion.

20) Vgl. die in Anmerkung 17) zitierten Arbeiten von Pfitzer, Tschirch, Wilhelm, Volkens, Gilg, Wulff, Brown u. Escombe, Renner; ferner O. Bobisut, Zur Anatomie einiger Palmenblätter, Sitzungsber. der Akademie der Wissensch. in Wien, Math.-naturw. Cl., Bd. CXIII, 1904. J. Menz, Über die Spaltöffnungen der Assimilationsorgane und Perianthblätter einiger Xerophyten, Sitzungsberichte der Akad. d. Wissensch. in Wien, Math.-naturw. Cl., Bd. CXIX, 1910. K. Rudolph, Der Spaltöffnungsapparat der Palmenblätter, ebenda, Bd. CXX, 1911. G. Voß, Über Unterschiede im anatomischen Bau der Spaltöffnungen auf Ober- und Unterseite der Laubblätter einiger Dikotylen, Beihefte zum Bot. Centralblatt, Bd. XXXIII, 1916.

21) G. Haberlandt, Zur Kenntniss des Spaltöffnungsapparates. II. Die Spaltöffnungen der Schwimmpflanzen, Flora, 1887.

22) B. Hryniewiecki, Ein neuer Typus der Spaltöffnungen bei den Saxifragaceen, Bulletin de l'Académie des Sciences de Cracovie, 1912.

23) G. Kraus, Über den Bau der Cycadeen-Fiedern, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. IV, 1866. A. Mahlert, Beiträge zur Kenntniss der Anatomie der Laubblätter der Coniferen mit besonderer Berücksichtigung des Spaltöffnungs-Apparates, Bot. Centralblatt, Bd. XXIV, 1885. P. Klemm, Über den Bau der beblätterten Zweige der Cupressineen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XVII, 1886. O. Porsch, Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Jena 1905.

24) G. Haberlandt, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XVII, 1886, S. 457 ff. Bünger, Beiträge zur Anatomie der Laubmooskapsel, Bot. Centralblatt, Bd. VLII, 1890.

25) H. Leitgeb, Die Athemöffnungen der Marchantiaceen, Sitzungsberichte der Wiener Akademie d. Wiss., 1880. Voigt, Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Marchantiaceen, Bot. Ztg., 1879. Z. Kamerling, Zur Biologie und Physiologie der Marchantiaceen, Flora, Bd. LXXXIV, Ergänzungsband zum Jahrg. 1897.

26) W. Benecke, Die Nebenzellen der Spaltöffnungen, Bot. Ztg., 1892.

27) A. Weiss, Über die Zahlen und Grössenverhältnisse der Spaltöffnungen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. IV.

28) O. Porsch, Zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates submerser Pflanzenteile, Sitzungsberichte der Wiener Akademie d. Wiss., Bd. CXII, I. Abth., 1903.

29) J. M. Macfarlane, Observations on pitchered insectivorous plants, Annals of Botany, Vol. VII, 1893. O. Bobisut, Über den Funktionswechsel der Spaltöffnungen in der Gleitzone der Nepenthes-Kannen, Sitzungsberichte der Akad. d. Wissensch. in Wien, Math.-naturw. Cl., Bd. CXIX, 1910. F. Knoll, Über die Ursache des Ausgleitens der Insektenbeine an wachsbedeckten Pflanzenteilen. VII. Zur Ökologie der Kanneninnenfläche von Nepenthes, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. LIV, 1914.

30) E. Stahl, Entwickelungsgeschichte und Anatomie der Lenticellen, Bot. Ztg., 1873. G. Haberlandt, Beiträge zur Kenntniss der Lenticellen, Sitzungsberichte der Wiener Akademie d. Wiss., 1875. H. Klebahn, Über die Struktur und Funktion der Lenticellen, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., 1883, 3. Heft; Derselbe, Die Rindenporen, Jenaische Zeitschrift f. Naturwissensch., Bd. XVII, N. F., Bd. X, 1884. H. Devaux, Recherches sur les lenticelles, Annal. d. Sc. Nat. Bot., sér. 8, t. XII, 1900. In dieser Arbeit wird die Hauptaufgabe der Lenticellen irrigerweise in der Regulierung der Transpiration erblickt. Vgl. Anmerkung 28) in der III. Aufl. dieses Buches, S. 427.

31) E. Hannig, Über die Staubgrübchen an den Stämmen und Blattstielen der Cyatheaceen und Marattiaceen, Bot. Ztg., 1898. Vgl. auch die hier zitierte ältere Literatur.

32) H. Leitgeb, Die Luftwurzeln der Orchideen, Denkschriften der Wiener Akademie d. Wiss., Bd. XXIV, 1864, S. 204 ff. A. F. W. Schimper, Über Bau und Lebensweise der Epiphyten Westindiens, Bot. Centralblatt, Bd. XVII, 1884, S. 257. E. de Janczewski, Organisation dorsiventrale dans les racines des Orchidées, Annales d. sciences nat. Bot., t. II, 1885. Jos. Müller, Über die Anatomie der Assimilationswurzeln von Taeniophyllum Zollingeri, Sitzungsberichte der Wiener Akademie d. Wiss., Bd. CIX, I. Abth., 1900.

33) A. B. Frank, Entstehung der Intercellularräume, Leipzig 1867; Derselbe, Beiträge zur Pflanzenphysiologie, Leipzig 1868.

34) E. Strasburger, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. V, S. 297 ff. E. Pfitzer, ebenda, Bd. VII, S. 533 ff. Rauter, Entwickel. der Spaltöffn. von Aneimia und Niphobolus, Mittheil. des naturw. Vereins f. Steiermark, Bd. II, 1870. G. Haberlandt, Über Scheitelzellwachsthum usw., ebenda, 1880.

Zehnter Abschnitt.

Die Sekretionsorgane und Exkretbehälter.

I. Allgemeines.

Abgesehen von den gasförmigen Ausscheidungen der grünen Landpflanzen, die mit dem Atmungs- und Assimilationsgaswechsel und der Transpiration verbunden sind, scheiden die meisten Pflanzen auch tropfbar flüssige Stoffe oder Lösungen fester Körper aus. Die Bedeutung dieser von ein- oder mehrzelligen Sekretionsorganen ausgeschiedenen Stoffe, die wir als Sekrete bezeichnen, kann so wie im Tierreich eine sehr verschiedenartige sein. So wird von vielen Pflanzen bei unterdrückter Transpiration Wasser in liquider Form ausgeschieden, damit der hydrostatische Druck im Wasserleitungssystem nicht zu groß werde und zu keiner Injektion der Durchlüftungsräume mit Wasser führe. Mit dem Wasser können auch im Überschuß aufgenommene mineralische Verbindungen ausgeschieden werden. Die betreffenden Sekretionsorgane, deren Bau ein sehr mannigfaltiger ist, werden als Hydathoden bezeichnet. Bei verschiedenen Pflanzen sondern bestimmte Sekretionsorgane, gleichwie bei Tieren, Verdauungsfermente aus, sind also in ernährungsphysiologischer Hinsicht von größter Bedeutung. Viele Sekrete, wie ätherische Öle, Harze, Schleime u. dgl., kommen in ökologischer Hinsicht als Schutzmittel gegen zu starke Transpiration, gegen die Angriffe der Tierwelt oder, wie das Nektarsekret, als Lockmittel für Insekten in Betracht. Endlich ist es nicht unwahrscheinlich, wenn auch noch nicht erwiesen, daß auch im Pflanzenreich Sekretionsorgane vorkommen, die sich gleich den Nieren des tierischen Organismus auf die Ausscheidung nutzloser Endprodukte des Stoffwechsels beschränken.

Das von den Sekretionsorganen ausgeschiedene Sekret wird entweder direkt nach außen abgesondert, wie z. B. das Wasser seitens der Hydathoden, oder dasselbe wird zunächst im Innern des Organismus, doch außerhalb der Sekretzellen, abgelagert, um erst später, sehr häufig auch gar nicht, nach außen entleert zu werden. Charakteristisch für die pflanzlichen Sekretionsorgane ist demnach nicht die direkte Absonderung des Sekretes nach außen, die häufig, aber nicht immer eintritt, sondern die Ausscheidung als solche, gleichgültig wohin sie erfolgt. Darin liegt zugleich das unterscheidende Merkmal der Sekretionsorgane und Sekretzellen gegenüber den Exkretbehältern.

In der Definition der Sekretionsorgane im weitesten Sinne des Wortes ist weder auf ihre Gestalt noch darauf Rücksicht genommen, durch welche Kräfte die Sekretion bewirkt wird. Jene lokalen Sekretionsapparate nun, bei denen die Bildung, bzw. Ausscheidung des Sekretes eine Funktion der lebenden Protoplasten der Sekretzellen ist, wollen wir als Drüsen bezeichnen[1]). Auch die Drüsen scheiden das Sekret entweder direkt nach außen ab, wie z. B. die Wasserdrüsen, die Nektarien, oder das Sekret tritt zunächst in einen Drüsenraum von sehr verschiedener Entstehungsweise. Bei oberflächlich gelegenen Drüsen kommt er durch Abhebung der Cuticula zustande, bei inneren Drüsen stellt er einen durch das Auseinanderweichen oder durch frühzeitige Auflösung der Sekretzellen entstandenen Interzellularraum vor. Nach dieser verschiedenen Entstehungsweise des Drüsenraums kann man dann schizogene und lysigene Drüsen unterscheiden, die übrigens durch Übergänge miteinander verbunden sind. —

Von den Sekretionsorganen unterscheiden sich die Exkretbehälter vor allem dadurch, daß die Zellen, aus denen sie bestehen, oder aus denen sie hervorgehen, End- und Nebenprodukte des Stoffwechsels, Exkrete im ernährungsphysiologischen Sinne des Wortes, in ihrem Lumen aufspeichern. In ökologischer Hinsicht können diese Exkrete, z. B. als Schutzmittel gegen Tiere, von großer Bedeutung sein, in vielen Fällen handelt es sich aber zweifellos nur darum, nutzlose Endprodukte des Stoffwechsels aus dem Assimilations- und Leitungssystem zu beseitigen. Während die Unterscheidung zwischen Sekretionsorganen und Exkretbehältern stets leicht fällt, kann es zuweilen unsicher sein, ob man eine bestimmte Zelle als Exkretbehälter aufzufassen hat, oder ob sie zum Speichersystem zu rechnen ist. Nicht immer sind nämlich die Grenzen zwischen den Endprodukten des Stoffwechsels und den noch weiter verwertbaren Substanzen des Pflanzenleibes scharf gezogen. Bisweilen ist auch ein und derselbe Stoff das eine Mal dauernd ein Exkret, das andere Mal plastische Substanz, wie z. B. die Gerbsäuren.

Über Bau und Anordnung der Sekretionsorgane und Exkretbehälter läßt sich selbstverständlich nicht viel Allgemeines sagen. Die Sekretionsorgane sind in den einfachsten Fällen einzellig; weit häufiger aber bestehen sie, wie schon erwähnt, aus mehreren oder zahlreichen Sekretzellen, die als zarte, schutzbedürftige Elementarorgane sehr häufig mit mechanischen Schutzeinrichtungen versehen sind. In der Mehrzahl der Fälle zeichnen sich die Sekretzellen durch stark entwickelte Plasmakörper und relativ große Zellkerne aus. Die Anordnung der Sekretionsorgane entspricht natürlich ganz den speziellen Bedürfnissen der Pflanze, denen sie ihre Entstehung verdanken. — Die Exkretbehälter sind entweder einzellige Idioblasten, oder sie vereinigen sich zu schlauchförmigen Zellreihen, bisweilen selbst zu mehr oder minder ausgedehnten Zellagen. In manchen Fällen bilden sie auch Zellfusionen. Wenn der Prozeß der Ablagerung des Exkretes beendet ist, so verkorken nicht selten die Wandungen seines Behälters, wodurch jeder nachträgliche Austritt des unter Umständen vielleicht schädlich wirkenden Exkretes verhindert wird. Es ist nunmehr den Stoffwechselprozessen ebenso vollständig entzogen, als wenn es von der Pflanze ausgeschieden worden wäre. Die Anordnung der Exkretbehälter richtet sich nach mehreren Momenten: erstens natürlich nach der Lage desjenigen Gewebes oder

Organs, dessen spezifische Stoffwechselprozesse zur Bildung eines bestimmten Exkretes führen; zweitens nach dem Bestreben der Pflanze, die physiologischen Funktionen der einzelnen Gewebe und die wechselseitigen Beziehungen letzterer durch die Anordnung der Exkretbehälter möglichst wenig stören zu lassen; auch soll die Anordnung eine derartige sein, daß der Inhalt der Exkretbehälter den Stoffwechselprozessen möglichst entzogen bleibt. An der Grenze zweier Gewebesysteme, die einen regen Stoffverkehr unterhalten, wären deshalb die in Rede stehenden Organe, namentlich wenn sie in größerer Zahl auftreten, nicht am Platze. Wenn endlich die Exkrete eine ökologische Rolle spielen, so kann auch hierdurch die Anordnung der Exkretbehälter bestimmt oder beeinflußt werden.

II. Die Sekretionsorgane.

A. Die Hydathoden[2]).

Bei zahlreichen Vertretern unserer heimischen Flora, noch häufiger aber bei Pflanzen, die im feuchten Tropenklima leben, treten vorzugsweise an den Laubblättern Sekretionsorgane, Hydathoden, auf, die zur Ausscheidung von Wasser in liquider Form bestimmt sind. Die Wasserausscheidung erfolgt in allen Fällen nur dann, wenn der hydrostatische Druck im Wasserleitungssystem, der sog. Blutungsdruck eine gewisse Höhe erreicht hat, also bei verringerter oder sistierter Transpiration. Nach feuchten Nächten findet man demnach die Laubblätter der betreffenden Pflanzen an bestimmten Stellen, über den Hydathoden, mit größeren oder kleineren Wassertropfen besetzt, die früher häufig mit Tautropfen verwechselt wurden.

1. Bau und Anordnung der Hydathoden.

Der anatomische Bau der Hydathoden ist meinen Untersuchungen zufolge ein sehr mannigfaltiger. Zunächst mögen hier die epidermalen Hydathoden ohne direkten Anschluß an das Wasserleitungssystem besprochen werden, die entweder metamorphosierte Epidermiszellen oder mehrzellige Haargebilde vorstellen.

Bei der Icacinacee Gonocaryum pyriforme treten zwischen den gewöhnlichen Epidermiszellen auf Ober- und Unterseite des Laubblattes zahlreiche einzellige Hydathoden auf. Jede solche Zelle gliedert sich in drei Teile (Fig. 197 *A*). Über die dicke Außenwand ragt ein kleines Zäpfchen schräg empor, dessen Spitze verschleimt ist. Vom Zellumen aus durchzieht ein enger Kanal das Zäpfchen und mündet in die Schleimpapille oder, wenn diese nach heftigen Regengüssen weggewaschen ist, direkt nach außen. Dies ist der offene Ausführungsgang der Hydathode. Der mittlere größte Teil besitzt die Gestalt eines vier- bis sechsseitigen Trichters, dessen Seitenwände bei älteren Blättern stark verdickt sind und dessen untere Öffnung schon frühzeitig von einem dicken, nach innen zu vorspringenden Zellulosering umsäumt wird. Die Außenwand sowohl wie die Seitenwände mit dem eben erwähnten Zelluloseringe sind stark cutinisiert. Der dritte, unterste Teil der Zelle endlich stellt eine zartwandige Blase vor, die

sich von dem trichterförmigen Teile scharf abgrenzt, und die bei den ausgiebigen Druckschwankungen, die in der Hydathode zweifelsohne vorkommen, als Druck- und Volumregulator dienen dürfte. Der Protoplast der Hydathode ist mächtig entwickelt und, wie in typischen Drüsenzellen, mit einem relativ großen Zellkern versehen. — Die Anzahl dieser wasserausscheidenden Organe beträgt auf der Oberseite des Blattes durchschnittlich 55, auf der Unterseite 58 auf den Quadratmillimeter.

Nicht minder merkwürdig sind die einzelligen Hydathoden der Menispermacee Anamirta Cocculus gebaut (Fig. 197 *C*). Sie liegen auf beiden Blattseiten am Grunde seichter Grübchen und besitzen eine verkehrt-trichterförmige Gestalt. Die Innen- und Seitenwände sind unverdickt, doch stark verholzt. In

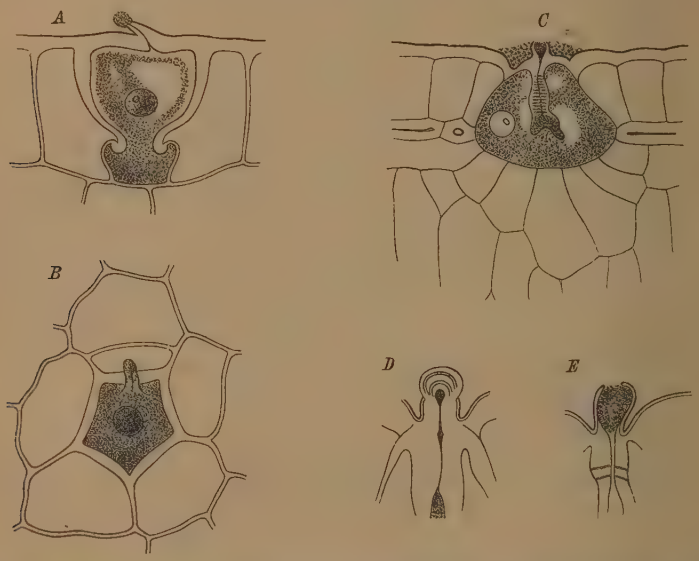


Fig. 197. Einzellige Hydathoden. *A* Längsschnittansicht, *B* Flächenansicht einer Hydathode von Gonocaryum pyriforme. *C* Hydathode von Anamirta Cocculus. *D* Verschleimung der Papille, *E* ausgebildete, trichterförmige Papille einer Hydathode von A. Cocculus.

die Mitte der verdickten Außenwand ist ein eigentümlicher Filtrierapparat eingesetzt, der nach außen als kurze Membranpapille vorspringt und sich nach innen zu in einen ziemlich langen Membranzapfen fortsetzt, der an seinem Ende gewöhnlich knorrig oder korallenartig verzweigt ist. Dieser Membranzapfen wird von einem engen Kanal durchzogen, der sich bis in die Papille hinein erstreckt und sich hier mehr oder minder stark erweitert. Da am Scheitel der Papille die Cuticula fehlt (Fig. 197 *E*), oder wenigstens siebartig durchlöchert ist, da ferner die Zelluloseschichten der Papille verschleimt sind (Fig. 197 *D*), so stellt diese einen offenen, mit Schleim erfüllten Trichter vor, dessen Lumen nach unten zu in den engen Kanal ausläuft, der den Zapfen durchzieht. Die äußere Membranpartie des Zapfens ist stark verholzt und zeigt in ihrer unteren

Hälfte häufig eine zarte Querstreifung, die auf dem Vorhandensein schmaler, quer spaltenförmiger Tüpfel beruht. Auch bei dieser Pflanze besitzen die Hydathoden mächtig entwickelte Plasmakörper und ziemlich große Zellkerne. Ähnlich gebaute Wasserausscheidungsorgane hat Krafft bei der verwandten Menispermacceengattung Arcangelisia beobachtet.

An diese einzelligen Hydathoden reihen sich die mehrzelligen Wasserdrüsen der Plumbagineen an, deren Bau und Funktion von Volkens, Vuillemin, mir, Ruhland u. a. genauer studiert worden ist. Der ungefähr halbkugelige Drüsenkörper ist bei Plumbago zwölfzellig, indem vier mittlere Zellen von acht peripheren umgeben werden. Sie zeichnen sich durch reichen Plasmainhalt und zarte Zellwände aus; auch die Außenwände sind dünn. Über den vier mittleren Zellen tritt, wie zuerst Vuillemin beobachtet hat, je ein winziges kreisrundes Loch in der Cuticula auf: die Austrittsstelle des Wassers. Dagegen sind jene Wände, durch die sich der Drüsenkörper gegen die Nachbargewebe abgrenzt, etwas verdickt, stark lichtbrechend und bis auf mehr oder minder breite Durchlaßstellen cutinisiert. Der aus einer einzigen Protodermzelle durch entsprechende Teilungen entstandene Drüsenkörper wird gewöhnlich von vier epidermalen Nebenzellen umgeben, die jenem als halbmondförmige Kappen aufsitzen (Fig. 198). Bei Statice ist nach Ruhland der Drüsenkörper durch Teilung der vier äußeren Zellen in acht »Becherzellen« im ganzen 16zellig geworden. Die epidermalen Nebenzellen haben sich in blasenförmige »Sammelzellen« umgewandelt.

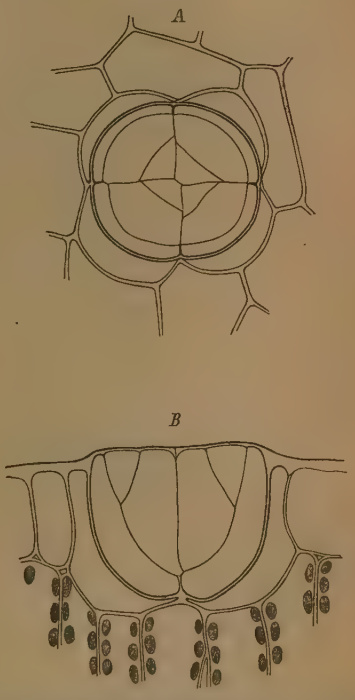


Fig. 198. Hydathoden der Laubblattoberseite von Plumbago lapathifolia. *A* Oberflächenansicht. *B* Querschnittsansicht. Der plasmatische Inhalt der Drüsenzellen ist weggelassen.

Sehr häufig erscheinen die epidermalen Hydathoden in Gestalt von mehrzelligen Trichomen, zumeist als Keulen-, Köpfchen- und Schuppenhaare, seltener als typische Haargebilde.

Bei Machaerium oblongifolium, einem in Brasilien einheimischen kletternden Papilionaceenstrauche, sind die dreizählig gefiederten Laubblätter beiderseits mit ziemlich langen steifen Haaren bedeckt, die als Hydathoden fungieren. Das Haar besteht aus einem fünf- bis sechszelligen Fußstück und dem zweizelligen Haarkörper (Fig. 199 *A*). Die lange, zugespitzte Endzelle dieses letzteren ist im ausgewachsenen Zustand abgestorben, ihre Wände sind ziemlich stark verdickt

und verholzt. Gegen die untere kurze Zelle des Haarkörpers grenzt sich die obere lange Zelle mit einer schrägen, stark verdickten und verholzten Wand ab, die zahlreiche spaltenförmige Tüpfel aufweist. Die kurze untere Zelle des Haarkörpers besitzt gleichfalls stark verdickte, doch in hohem Grade cuticularisierte Seitenwände und einen mächtig entwickelten Plasmakörper. Das Fußstück besteht aus einer etwas höheren Basalzelle und aus 4—5 etagenförmig übereinander liegenden, ganz flachen Scheibenzellen, die alle sehr plasmareich sind. Die Querwände sind bis auf die immer dicker werdenden Randpartien sehr zart, die Seitenwände dagegen stark verdickt und cutinisiert. Bloß die Basalzelle besitzt dünne Seitenwände, so wie auch ihre untere Wand ganz zart ist. — Als die eigentlichen wasserausscheidenden Zellen des ganzen Apparates fungieren offenbar die plasmareiche kurze untere Zelle des Haarkörpers, sowie die gleich-

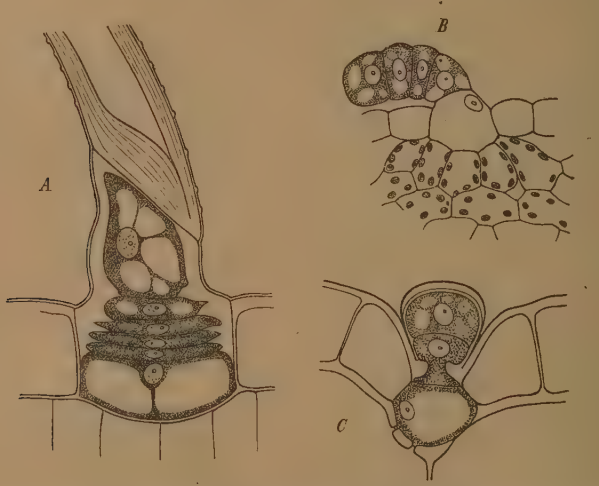


Fig. 199. *A* Trichomhydathode von Machaerium oblongifolium. *B* Trichomhydathode von Phaseolus multiflorus. *C* Köpfchenhydathode von Piper nigrum.

falls plasmareichen Scheibenzellen des Fußstückes. Der Austritt des Wassers findet zweifelsohne, im Hinblick auf die Cutinisierung der Seitenwände der eben genannten Zellen, durch die verholzte, schief gestellte Querwand statt, welche die lange von der kurzen Haarzelle trennt; dieselbe ist dementsprechend mit zahlreichen spaltenförmigen Tüpfeln versehen. Aus der abgestorbenen Endzelle filtriert dann das Wasser nach außen.

Bei Phaseolus multiflorus (Fig. 199 *B*) treten namentlich auf der Blattunterseite gekrümmte, plasmareiche Keulenhaare als Hydathoden auf, die aus einer großen, meist etwas blasig aufgetriebenen Fußzelle und einem gewöhnlich aus vier Zelletagen aufgebauten, keuligen Haarkörper bestehen, dessen oberste Zellen meist durch eine Längswand geteilt sind. Die Außenwände sind ringsum zart. Es kommt in ihnen ebensowenig wie im Zellinhalt zur Bildung eines öligen, harzigen oder gummiartigen Sekretes. Bei verschiedenen Piperaceen (Fig. 199 *C*), Bignoniaceen, Convolvulaceen, Artocarpusarten u. a. sind es kurz-

gestielte Köpfchen- oder Schuppenhaare, die als Hydathoden fungieren. Bei aller Mannigfaltigkeit des Baues im einzelnen gliedern sich dieselben stets in drei Teile, das Köpfchen (oder die Schuppe), den Stiel und das Fußstück. Das ein- oder mehrzellige plasmareiche Köpfchen fungiert als eigentliches Wasserausscheidungsorgan. Seine Außenwände sind zart, von einer dünnen, für Wasser leicht permeabeln Cuticula überzogen, die in einzelnen Fällen durch ein schleimiges Wandsekret emporgehoben und gesprengt wird. Bei den Convolvulaceen Stictocardia tiliaefolia und Operculina Turpethum ist sie nach Svedelius siebartig durchlöchert. Die Stielzelle repräsentiert gewissermaßen den mechanischen Apparat des ganzen Organs, indem ihre oft stark verdickten oder wenigstens mit einem dicken Zelluloseringe versehenen und fast immer ausgiebig cutinisierten Seitenwände einen festen Ring bilden, der die Austrittsöffnung für das Wasser (d. h. die Stelle, wo das Wasser aus dem Innern des Blattes in das Sekretionsorgan eintritt) stets gleich weit erhält. Das oft verbreiterte, ein- oder mehrzellige Fußstück endlich vermittelt den Anschluß an die benachbarte Epidermis und das darunterliegende Gewebe. Es ist deshalb sehr dünnwandig, und häufig läßt sich beobachten, daß eine möglichst große Anzahl von subepidermalen Zellen (namentlich Palisaden) den unmittelbaren Anschluß an diesen Teil des Organs zu gewinnen sucht.

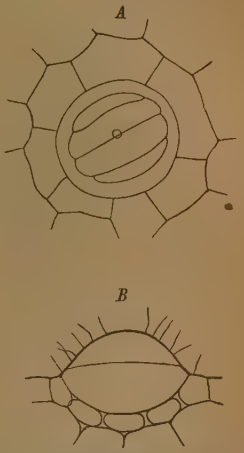


Fig. 200. Schilddrüsen der Rhizomschuppen von Lathraea squamaria. *A* Oberflächenansicht. *B* Querschnittsansicht. Die der Drüse aufsitzenden Stäbchen sind Bakterien.

Eine besondere Erwähnung verdienen schließlich die epidermalen Hydathoden in den Höhlen der Schuppenblätter von Lathraea squamaria[3]). Nachdem schon Ch. Darwin die Wasserausscheidung dieser Blätter beobachtet hatte, ist diese Erscheinung von mir, Goebel und P. Groom genauer studiert worden. Die Blatthöhlen von Lathraea bestehen aus einem zusammenhängenden System von Kanälen und Spalten, das durch eine enge Öffnung nach außen mündet. Die Höhlenwände entsprechen der morphologischen Unterseite des Blattes und sind mit zweierlei Drüsen ausgekleidet, den Köpfchendrüsen und den Schilddrüsen. Die ersteren bestehen aus einem ein- oder mehrzelligen Fußstück, aus einer Stielzelle und zwei plasmareichen Köpfchenzellen (Fig. 201). Die Schilddrüsen sind von Scherffel genauer untersucht worden (Fig. 200). Sie bestehen aus einer großen, rundlichen, linsenförmigen Zelle, die größtenteils in das Gewebe der Höhlenwand eingesenkt ist. Ihr sitzen vier parallel nebeneinander gelagerte Zellen auf, die zusammen die

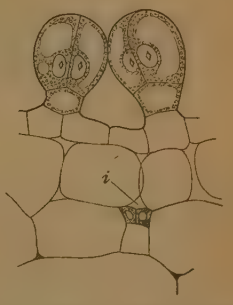


Fig. 201. Köpfchendrüsen der Rhizomschuppen von Lathraea squamaria. *i* Interzellularraum, an Tracheiden grenzend.

Gestalt einer konvex-konkaven Linse besitzen. Die beiden mittleren Zellen weichen in der Mittellinie auseinander und bilden eine von der Cuticula überdeckte Rinne. Diese mündet genau am Scheitel der Drüse durch ein kreisrundes Loch von 0,004 mm Durchmesser, das die Cuticula aufweist, direkt nach außen. Unter der großen linsenförmigen Zelle liegt eine Gruppe von acht rosettenartig angeordneten Zellen mit mehr oder minder großen Interzellularräumen. Wie die Entwickelungsgeschichte lehrt, entspricht diese Zellgruppe dem Fußstück der Drüse, die große mittlere Zelle kann als Stielzelle aufgefaßt werden, und die vier obersten Zellen bilden den Sekretionsapparat des ganzen Organs.

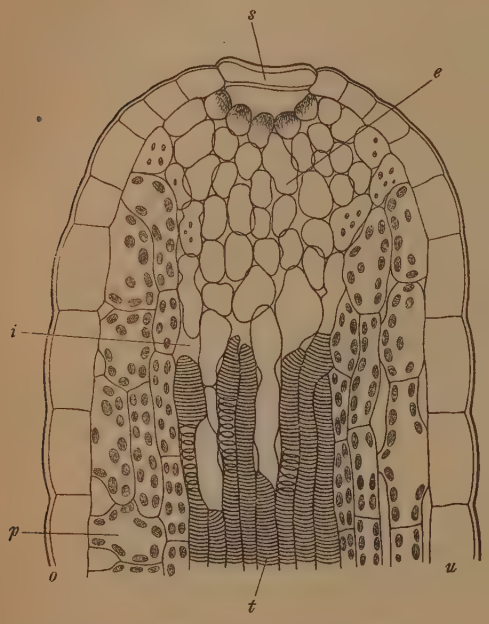


Fig. 202. Radialer Längsschnitt durch die Hydathode eines Blattzahnes von Primula sinensis. *o* obere, *u* untere Blattfläche. *p* Palisadenzelle. *t* Endtracheiden, an die Interzellularräume (*i*) des Epithems (*e*) grenzend. *s* Schließzelle einer Wasserspalte.

Die subepidermale Zellage der Höhlenwände weist in ihrer ganzen Ausdehnung einen schwammparenchymartigen Bau auf; die Interzellularräume sind aber nicht mit Luft, sondern mit Wasser gefüllt, das aus den angrenzenden Tracheiden der zahlreichen Gefäßbündelendigungen in sie hineingepreßt wird (Fig. 201 *i*). Lokale Beziehungen der Drüsen zu den Gefäßbündeln sind nicht vorhanden. Die wasserausscheidenden Drüsen schöpfen aus dem Interzellularsystem der subepidermalen Parenchymzellage. — Ob die Köpfchendrüsen oder Schilddrüsen, oder vielleicht beide Drüsenarten als Hydathoden fungieren, ist noch nicht endgültig festgestellt. Goebel und P. Groom sehen die Schilddrüsen als Hydathoden an.

Gehen wir nun zu der zweiten großen Gruppe von Hydathoden über, die sich durch ihren direkten Anschluß an das Wasserleitungssystem charakterisieren, so sind zunächst die epidermalen Hydathoden der Blätter vieler Farne (Polypodium-, Aspidium-, Nephrolepisarten usw.) zu erwähnen. Sie sind entweder gleichmäßig über die Blattoberseite zerstreut, oder treten hauptsächlich längs der Blattränder, eine kontinuierliche Reihe bildend, auf und bestehen aus einer in ein seichtes Grübchen eingesenkten Gruppe von epidermalen, plasmareichen, zartwandigen Drüsenzellen, die einem verbreiterten, tracheidenreichen Leitbündelende unmittelbar aufsitzen.

Viel allgemeiner verbreitet sind jedoch die mit sog. Wasserspalten versehenen Hydathoden, zu denen bei zahlreichen Pflanzen die peripheren Gefäßbündelenden der Blattspitzen, Blattzähne und Blattränder, bei Moraceen und Urtiaceen auch zahlreiche Knotenpunkte des Gefäßbündelnetzes der Blattspreiten sich umgewandelt haben. Die Tracheiden dieser meist keulig angeschwollenen Bündelenden divergieren an der Endigungsstelle gewöhnlich pinselartig und schieben sich zwischen die oft gleichsinnig gestreckten Elemente eines zartwandigen Parenchymgewebes ein, das bis zur Epidermis reicht und von de Bary als Epithem bezeichnet wurde. Vor dem angrenzenden Chlorophyllparenchym zeichnet sich das Epithem durch Kleinzelligkeit, Plasmareichtum, durch relativ große Zellkerne und mangelnden oder spärlichen Chlorophyllgehalt aus. Seine Zellen sind entweder von eckig isodiametrischer Form, oder von rundlicher Gestalt, nicht selten mit kugeligen oder unregelmäßigen Aus-

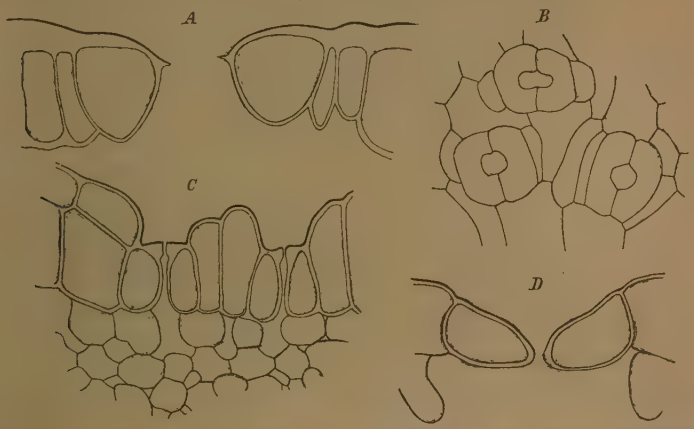


Fig. 203. Wasserspalten, *A* von der Spitze des Scheidenblattes von Secale cereale (Querschnittsansicht), *B* desgleichen (Oberflächenansicht), *C* von Conocephalus ovatus, *D* von Tropaeolum majus.

stülpungen versehen (Papaver, Geranium), und so an Schwammparenchym erinnernd (Fig. 202, 203 *C*).

Wie zuerst Volkens betont hat, durchzieht ein mehr oder minder reichlich ausgebildetes System von Interzellularen das Epithemgewebe; daß die Tracheidenenden stellenweise direkt an diese Interzellularen grenzen, ist von mir zuerst bei Fuchsia nachgewiesen worden. In der Regel sind die Interzellularräume mit Wasser gefüllt und münden unter der Epidermis in einen oder auch mehrere Hohlräume. Darüber liegen die offenen Wasserspalten, die sich von typischen Spaltöffnungsapparaten, aus denen sie phylogenetisch hervorgegangen, mehr oder minder auffallend unterscheiden. Sie sind von Mettenius, Rosanoff, de Bary, Volkens, Nestler, v. Minden u. a., in neuerer Zeit sehr eingehend von Neumann-Reichardt untersucht worden.

Vor den Luftspalten zeichnen sich die Wasserspalten zunächst durch eine geringere Beweglichkeit ihrer Schließzellen aus, die meist schon früh verloren

geht (Fuchsia), nicht selten auch schon von Anfang an fehlt. Dementsprechend vermißt man auf Querschnitten durch Wasserspalten die charakteristischen Verdickungsleisten der typischen Schließzellen (Tropaeolum) (Fig. 203 *D*) oder findet sie wenigstens schwächer ausgebildet. Auch die äußeren und inneren Hautgelenke gehen häufig verloren. Die Rückbildung der Schließzellen spricht sich oft auch in ihrer ungleichmäßigen Ausbildung, in einer mehr oder minder auffallenden Asymmetrie ihres Baues aus. Bisweilen sterben die Schließzellen frühzeitig ab (Tropaeolum, Colocasia, Aconitum) oder verschwinden gänzlich (Hippuris, Callitriche).

Zuweilen beruhen aber die Abweichungen im Bau der Wasserspalten von dem der Luftspalten derselben Spezies auf besonderen Anpassungen, wenn diese auch zumeist noch unverständlich sind. Bei manchen Pflanzen (Aroideen, Papaver-, Tropaeolum-Arten) zeichnen sich die Wasserspalten durch ihre enorme Größe aus; da solche weite Spalten dem Wasser einen geringeren Filtrationswiderstand darbieten als enge, so liegt in diesem Falle vielleicht eine Anpassung an einen geringeren Blutungsdruck vor. Schwerer verständlich ist es, wenn in manchen Fällen die Cuticularleisten der Schließzellen nicht rückgebildet, sondern im Gegenteil noch stärker ausgebildet werden, als bei den Luftspalten (Azalea indica). Ganz rätselhaft aber ist eine von Tswett bei den Lobeliaceen entdeckte Einrichtung. Der Porus der Wasserspalte wird hier von der keilförmig verdickten und stark cutinisierten Mittellamelle der zwischen den beiden Schließzellen auftretenden Scheidewand durchsetzt und von der Cuticula überdeckt, die nach Neumann-Reichardt unregelmäßige Löcher und Risse aufweist, durch die das Wasser hindurchtritt.

Die Anzahl der Wasserspalten einer einzelnen Hydathode ist sehr verschieden. Auf der Spitze der Blattzähne von Fuchsia, Aconitum, Delphinium, Primula u. a. tritt nach de Bary nur je ein großer, weit offener Porus auf. Eine Gruppe von 3—6 Spalten findet sich bei Ulmus campestris, Crataegus coccinea, Helleborus niger u. a. Zahlreiche Poren endlich stehen bei verschiedenen Umbelliferen und Compositen, bei Potentilla, Alchemilla, Geum usw. in einer dichten Gruppe beisammen. Auch über den scheibenförmigen Epithemen der Blattflächen von Ficusarten, Conocephalus (Fig. 203 *C*) und anderen Moraceen, sowie Urticaceen sind zahlreiche kleine Wasserspalten vorhanden.

Der Epithemkörper der Hydathoden wird häufig von einer Parenchymscheide, deren Innenwandungen zuweilen cutinisiert sind, gegen das benachbarte Chlorophyllparenchym abgegrenzt.

In den einfachsten Fällen besitzen die mit Wasserspalten versehenen Hydathoden noch kein Epithemgewebe. Die Tracheidenenden grenzen direkt an das Interzellularsystem des Mesophylls, das mit den »Atemhöhlen« unter den Wasserspalten kommuniziert. Bei Vicia sepium tritt eine solche Hydathode mit 5 bis 8 Spalten an der Spitze jedes Fiederblättchens auf. Bei verschiedenen Gräsern (Secale cereale, Triticum vulgare, Zea Mais) fand ich an der Spitze des Scheidenblattes der Keimlinge und der ersten Laubblätter epithemlose Hydathoden mit typischen Wasserspalten, die sich von den typischen Luftspalten sehr auffallend unterscheiden (Fig. 203 *A*, *B*).

Einen eigentümlichen Typus der Hydathoden repräsentieren endlich die sog. Apikalöffnungen[4]) der Blattspitzen verschiedener monokotyler Wasserpflanzen,

die namentlich von Sauvageau, Minden und Weinrowsky genauer untersucht worden sind. Über dem Ende des Mittelnervs tritt meist auf der Blattunterseite ein Grübchen auf oder eine nur von der Cuticula überspannte Höhlung (Scheuchzeria palustris), in welche meist zahlreiche Tracheidenenden pinselartig hineinragen. Ein Epithem ist nicht vorhanden. Das Grübchen kommt durch den Zerfall der Schließzellen von Wasserspalten zustande (Callitriche, Ranunculus aquatilis) oder durch vollständige Zerstörung von Epidermiszellen sowie der angrenzenden Parenchymzellschichten; nur die Cuticula bleibt, wie erwähnt, zuweilen erhalten. Bemerkenswert ist der Umstand, daß vor Entstehung des Grübchens die Tracheidenenden häufig bis an die Epidermis heranreichen; bei Aponogeton distachyus hat Minden sogar beobachtet, daß einige Epidermiszellen nach vorausgegangener Teilung ihre Wände spiralig verdicken und so den Charakter von Tracheiden annehmen. So werden die Mündungen der Wasserleitungsröhren möglichst weit nach außen geschoben.

2. Funktion und Bedeutung der Hydathoden.

In physiologischer Hinsicht lassen sich zwei Hauptgruppen von Hydathoden unterscheiden, je nachdem die Wasserausscheidung auf einfacher Druckfiltration oder auf aktiver Auspressung seitens der Hydathoden beruht.

Zu den aktiv wirkenden Hydathoden gehören alle epidermalen Wasserausscheidungsorgane, also die einzelligen und Trichomhydathoden, sowie jene der Farne, ferner die Epithemhydathoden der Conocephalusarten, von Ficus sp. und wahrscheinlich auch von anderen Moraceen und Urticaceen. In dieser Gruppe wird die zur Wasserausscheidung nötige Betriebskraft von den drüsig gebauten Hydathodenzellen selbst geliefert; sie entwickeln selbst die Pumpkraft, die Wasser nach außen preßt, während der im Wasserleitungssystem herrschende Blutungsdruck, wenn er überhaupt nötig ist, auf die Hydathoden bloß als Reiz wirkt, der sie veranlaßt, einseitig Wasser hervorzupressen. Bei Statice ist der Blutungsdruck bei der Wasserausscheidung in keiner Weise beteiligt, da nach Schtscherbak und Ruhland auch kleine Blattstücke, ja selbst isolierte Epidermisstückchen, die auf Wasser schwimmen, sezernieren.

Daß die in Rede stehenden Hydathoden tatsächlich als aktive, den Schweißdrüsen des tierischen Organismus vergleichbare Wasserdrüsen fungieren, wurde von mir in der Weise festgestellt, daß ich die Hydathoden durch Bepinseln der Blattflächen mit 0,1prozentiger alkoholischer Sublimatlösung vergiftete. Wenn nun der natürliche Blutungsdruck im Wasserleitungssystem steigt, oder wenn man denselben, nach dem Vorgange de Barys, Molls u. a., durch einen künstlichen Druck ersetzt, indem man den abgeschnittenen Zweig an dem kurzen Schenkel eines U-förmig gekrümmten Glasrohres befestigt und das Wasser vermittels des Druckes einer Quecksilbersäule (von 10—40 cm Höhe) in den Zweig einpreßt, so scheiden diejenigen Blätter oder Blattpartien, deren Hydathoden getötet wurden, kein Wasser aus. Wenn nur ein Teil der Blattfläche mit sublimathaltigem Alkohol bepinselt wird, so sezernieren die intakten Hydathoden um so reicher Wasser. Wenn aber sämtliche Hydathoden vergiftet werden, dann tritt bei gänzlich ausbleibender Sekretion eine allmähliche, mehr oder minder gleichmäßige Injektion der Interzellularräume des Mesophylls mit

Wasser ein. Die Mechanik der aktiven Wasserausscheidung ist noch nicht endgültig aufgeklärt. Doch hat Lepeschkin gezeigt, daß keine Beobachtungstatsache der Annahme einer ungleichen Permeabilität der Plasmahaut für Wasser und seine gelösten Stoffe in den ausscheidenden und aufsaugenden Teilen der sezernierenden Zellen widerspricht.

Bei der Mehrzahl der Epithemhydathoden mit Wasserspalten ist die Wasserausscheidung ein einfacher Filtrationsprozeß; die dazu nötige Betriebskraft wird durch den Wurzeldruck und überhaupt den Blutungsdruck repräsentiert, der im Wurzelsystem, eventuell auch in den Stengeln und Zweigen erzeugt wird. Die Hydathoden sind in diesem Falle nichts anderes, als die Stellen geringsten Filtrationswiderstandes. Den Weg, den das Wasser von den Tracheidenenden aus einschlägt, ergibt sich aus dem anatomischen Bau der Epitheme. Die in sie einmündenden Tracheiden grenzen stellenweise direkt an wassererfüllte Interzellularen, die mit den Höhlen unter den Wasserspalten in Verbindung stehen. In diesen Bahnen, die offenbar den geringsten Filtrationswiderstand darbieten, bewegt sich das Wasser nach außen. Die Inaktivität der Epitheme geht daraus hervor, daß, wenn man die Epitheme vergiftet, oder durch Chloroformierung, durch Temperaturerniedrigung oder -erhöhung in einen Starrezustand versetzt, durch künstlichen Druck mit derselben Leichtigkeit Wasserausscheidung erzielt werden kann, wie aus den ganz intakten Hydathoden. Dieses von mir bei Fuchsia globosa erhaltene Resultat gilt nach den früheren Untersuchungen Molls, der bei verschiedenen Pflanzen auch roten Phytolaccasaft und einprozentige Tanninlösung durch die Blattzähne pressen konnte, wahrscheinlich für die große Mehrzahl der mit Epithemhydathoden versehenen Pflanzen.

Es fragt sich jetzt, wozu das meist so scharf differenzierte Epithemgewebe dient. Bereits Wilson und Gardiner haben beobachtet, daß abgeschnittene und ins Wasser gestellte Fuchsiazweige in feuchter Luft eine geringfügige Wasserausscheidung zeigen, die offenbar auf der Tätigkeit des Epithemgewebes beruht. Diese unbedeutende aktive Wasserausscheidung seitens der Epithemzellen reicht aber zweifellos hin, um das Interzellularsystem der Hydathoden behufs Abschlusses der trachealen Leitungsbahnen dauernd mit Wasser gefüllt zu erhalten. Dies dürfte demnach die Funktion der Epitheme bei denjenigen Pflanzen sein, bei denen die Wasserausscheidung durch Druckfiltration zustande kommt. — Bei Conocephalus und wahrscheinlich auch noch bei anderen Moraceen hat jene anfänglich nur unbedeutende und auf einen Nebenzweck abzielende Fähigkeit der Epitheme zu aktiver Wassersekretion eine solche Steigerung erfahren, daß sie allein es ist, durch die nunmehr die Wasserausscheidung dieser Pflanzen zustande kommt. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß künftige Untersuchungen verschiedene physiologische Übergangstypen zwischen dem Fuchsia- und dem Conocephalustypus aufdecken werden.

Daß bei den epithemlosen Hydathoden von Vicia sepium und den Gräsern die Wasserausscheidung nur auf Druckfiltration beruhen kann, bedarf keiner näheren Begründung.

Die Menge des von den Hydathoden ausgeschiedenen Wassers ist oft sehr beträchtlich. Nach Duchartre schied z. B. ein ausgewachsenes Blatt von Colocasia antiquorum in einer Nacht durchschnittlich 9—12 g, im Maximum 22,6 g Wasser aus. Molisch fand, daß die von einem noch jungen Blatte von

Colocasia nymphaefolia ausgeschiedene Wassermenge in einer Nacht 48—97 ccm betrug. Das Wasser tritt hier aus der knapp unter der Blattspitze befindlichen Hydathode aus und wird sogar, wie schon Muntingh (1672) und Musset beobachteten und Molisch bestätigte, in Form von Tröpfchen ausgeschleudert. Molisch zählte bis zu 163 Tröpfchen in der Minute. Der Grund, weshalb das Wasser tröpfchenartig ausgeschleudert wird, ist noch nicht festgestellt. Nach einer von mir angestellten Beobachtung wog die von einem ausgewachsenen, 13,02 g schweren Blatte von Conocephalus ovatus in einer Nacht sezernierte Flüssigkeitsmenge 2,76 g, d. s. 26% des Blattgewichtes.

Begreiflicherweise ist die von den Hydathoden ausgeschiedene Flüssigkeit nicht reines Wasser; doch enthält sie in der Regel nur geringe Mengen an festen Bestandteilen, die teils organischer, teils anorganischer Natur sind. Nach Unger enthielt die von den Blättern von Zea Mais ausgeschiedene Flüssigkeit 0,05% feste Bestandteile und 0,027% Asche. Die von Colocasia antiquorum sezernierte Flüssigkeit enthielt 0,056% feste Bestandteile und nur 0,008% Asche. Für Brassica cretica wurden 0,1% feste Bestandteile und 0,042% Asche ermittelt. Nach van Romburgh gab das Sekret von Conocephalus ovatus bei 100° C einen Rückstand von 0,045%; nach dem Glühen blieben 0,02% Asche zurück. Daraus geht also hervor, daß die von den Blättern allnächtlich ausgeschiedene Flüssigkeit keine nennenswerten Mengen von stickstofflosen oder stickstoffhaltigen Endprodukten des Stoffwechsels enthält.

Bei verschiedenen Pflanzen wird seitens der Hydathoden mit dem Wasser auch eine verhältnismäßig größere Menge anorganischer Stoffe ausgeschieden. So enthält das von den oben beschriebenen Trichomhydathoden des Bohnenblattes ausgeschiedene Wasser nach Nestler nahezu 0,5% festen Rückstand, der hauptsächlich aus kohlensaurem Kali besteht. Dieselbe Substanz ist im Sekretwasser verschiedener Malvaceenblätter enthalten, die gleichfalls Trichomhydathoden besitzen. Reichliche Salzausscheidung hat schon früher Volkens[5]) bei verschiedenen Tamaricaceen (Reaumuria hirtella, Tamarix articulata) und einigen anderen Wüstenpflanzen beobachtet. Auch die meisten Plumbagineen gehören hierher, da ihre Hydathoden neben kohlensaurem Kalk auch Kochsalz abscheiden. Das ausgeschiedene Salzgemisch (in welchem die Chloride des Natriums, Calciums und Magnesiums, doch auch Nitrate und Phosphate vorkommen) bildet nach der Verdampfung des Wassers mehr oder minder dicke Krusten, die sich in der Nacht durch Wasseraufnahme häufig vollkommen verflüssigen. Ob dies darauf beruht, daß Wasser aus dem Blattinneren osmotisch nachgesaugt wird, oder daß die hygroskopische Kruste atmosphärischen Wasserdampf aufnimmt, oder daß endlich nachts die aktive Wasserausscheidung einsetzt, ist noch nicht festgestellt. Natürlich können diese verschiedenen Ursachen auch kombiniert auftreten.

Die ökologische Bedeutung der Salzausscheidung besteht wohl vor allem darin, daß durch sie eine zu reichliche Salzanhäufung in der Pflanze vermieden werden soll. Halophyten, die sich derart der aufgenommenen Salze wieder entledigen können, sind dann nicht so sehr darauf angewiesen, durch Herabsetzung der Transpiration, also durch xerophile Merkmale, die Salzanhäufung in ihren Geweben hintanzuhalten. Sie repräsentieren eine höhere Stufe der Anpassung. Daneben können auch die von Marloth hervorgehobenen ökologischen Vorteile

in Betracht kommen: die weiße Salzkruste kann die Insolationswirkung herabsetzen, und auch die beim Verdampfen des nächtlich aufgenommenen Wassers entstehende Verdunstungskälte kann durch Abkühlung der besonnten Pflanzenteile ökologisch vorteilhaft sein.

Häufiger noch als solche »Salzdrüsen« sind die in verschiedenen Pflanzenfamilien auftretenden »Kalkdrüsen«[6]); mit dem Wasser wird auch eine größere oder geringere Menge von kohlensaurem Kalk ausgeschieden, der nach Verdunstung des Wassers in Form von Schüppchen zurückbleibt. Bei verschiedenen Saxifragaarten sind diese Kalkdrüsen nichts anderes, als typisch gebaute Epithemhydathoden, über denen sich Grübchen befinden, worin sich der Kalk ansammelt. Auch bei verschiedenen Farnen werden die Hydathoden von ausgeschiedenen Kalkschüppchen bedeckt (Polypodium-, Nephrolepisarten, Lomaria attenuata); ebenso bei zahlreichen Plumbagineen (Plumbago-, Statice-, Armeriaarten). Bemerkenswert ist, daß zuweilen Einrichtungen vorhanden sind, um das Abfallen der Kalkschuppen zu verhindern. So treten nach Volkens bei Limoniastrum die Drüsen am Grund eines Hohlraumes auf, der am Grunde die Form eines Kreuzes hat und sich nach oben zylindrisch verengert. »Dadurch ist es der Schuppe ganz unmöglich gemacht, sich jemals vom Blatte loszulösen; sie kann so wenig herausfallen, wie ein halb umgedrehter Schlüssel aus dem Schloß.« Bei Statice pruinosa wachsen die die Drüse umgebenden Epidermiszellen zu einwärts gebogenen Haken aus, zwischen denen die Kalkschuppe wie in einer Reuse festgehalten wird. Solche Befestigungsmittel deuten darauf hin, daß die zahlreichen Schuppen der Pflanze von Vorteil sind; da es sich um Wüstengewächse und überhaupt um Pflanzen trockener Standorte handelt, so wird man mit Volkens annehmen dürfen, daß Transpirationsschutz erzielt werden soll.

Eine Nebenfunktion der Hydathoden besteht bei manchen Pflanzen darin, daß sie bei eintretendem Wassermangel auch als wasseraufsaugende Organe fungieren können. Namentlich zeigen epidermale Hydathoden (Gonocaryum pyriforme, Anamirta Cocculus, Phaseolus multiflorus, Machaerium oblongifolium) diese Eigentümlichkeit. Das Eindringen von Wasser durch Epithemhydathoden hat Minden bei verschiedenen Keimpflanzen beobachtet. Sobald sich übrigens bei stärkerem Welken die Interzellularen des Epithems mit Luft gefüllt haben, ist der Eintritt von Wasser unmöglich.

Gehen wir schließlich zur biologischen Bedeutung der Hydathoden als Wasserausscheidungsorgane über, so kennzeichnen sie sich als wichtige Regulatoren des Wassergehaltes, bzw. Turgeszenzzustandes der Laubblätter und überhaupt der ganzen Pflanze. Sie verhüten bei beträchtlicher Steigerung des Wurzel- und überhaupt des Blutungsdruckes die drohende Injektion der Durchlüftungsräume mit Wasser, die zwar nicht direkt schädlich zu sein scheint, die aber wegen Behinderung des Assimilationsgaswechsels die Ernährungstätigkeit der Blätter herabsetzen würde. Die Hydathoden ermöglichen ferner, daß auch bei aufgehobener Transpiration eine ausgiebige Wasserströmung durch die Pflanze stattfinden kann, durch welche mineralische Nährstoffe mitgerissen werden, die in den Blättern zurückbleiben. So werden die Hydathoden namentlich für die Pflanzen feuchter Tropengebiete zu ernährungsphysiologisch wichtigen Organen. Das gleiche gilt von den »Apikalöffnungen« der Wasserpflanzen, die, wie Sau-

vageau, Minden u. a. gezeigt haben, einen die Pflanze durchziehenden Wasserstrom möglich machen. Daß jedoch dieser »Hydathodenstrom« bedeutend schwächer ist, als bei anderen Pflanzen der »Transpirationsstrom«, das geht schon aus der weitgehenden Rückbildung des Wasserleitungssystems der Wasserpflanzen hervor.

Bei Lathraea dürften die Hydathoden der Blatthöhlen die Aufgabe haben, durch kräftige Wasserausscheidung reichliche Mengen von zuckerhaltigem Blutungssaft aus den Wirtwurzeln in die Organe des Parasiten, vor allem in die Blattschuppen selbst, einströmen zu lassen; infolgedessen gelangt der Parasit sehr rasch in den Besitz von größeren Mengen plastischen Baumateriales. Tatsächlich füllen sich die Rhizomschuppen im Frühjahr mit großen Stärkemengen.

Bei verschiedenen Pflanzen sind die Hydathoden zu speziellen Leistungen herangezogen worden, oder sie haben sich in Organe von anderer Funktion umgewandelt. So hat zuerst Treub[7]) bei der Bignoniacee Spathodea campanulata gefunden, daß auf der Innenseite des sackartigen, vollständig geschlossenen Kelches von zahlreichen Trichomhydathoden reichlich Flüssigkeit ausgesondert wird, in der sich die Entwickelung der Blumen- und Geschlechtsblätter, geschützt vor Austrocknung, vollzieht. Später hat namentlich Kooders die große Verbreitung solcher »Wasserkelche« in der Tropenflora nachgewiesen. Sie kommen bei verschiedenen Bignoniaceen, Solanaceen (Jochroma macrocalyx, Nicandra physaloides), Verbenaceen (Clerodendron), Scrophulariaceen u. a. vor. Die von Svedelius aufgefundenen postfloralen Wasserkelche einiger Convolvulaceen dienen wahrscheinlich zum Schutze der sich entwickelnden Frucht gegen Austrocknung. — Ein vollständiger Funktionswechsel der Hydathoden ist eingetreten, wenn sie sich zu Verdauungsdrüsen oder Nektarien umgewandelt haben.

B. Die Verdauungsdrüsen.

1. Die Verdauungsdrüsen der Insektivoren[8]).

Wie namentlich seit den Untersuchungen Ch. Darwins bekannt ist, besitzt eine Anzahl von Pflanzenarten aus sehr verschiedenen Phanerogamenfamilien in ausgesprochenster Weise die Fähigkeit, vermittels besonders eingerichteter Blätter Insekten zu fangen, bis zu ihrem Tode festzuhalten, zu verdauen und die gelösten Substanzen zu absorbieren. Auf die so mannigfaltige Gestalt der Fangorgane kann hier nicht näher eingegangen werden. In den einfacheren Fällen unterscheiden sich die betreffenden Blätter nicht wesentlich von gewöhnlichen Laubblättern; den Fangapparat bilden die auf der Blattoberfläche reichlich auftretenden klebrigen Verdauungs- oder Digestionsdrüsen (Drosera). Bei vollkommenerer Anpassung tritt aber Arbeitsteilung ein; es werden eigene Fanghaare gebildet (Pinguicula), oder das Blatt selbst, beziehungsweise ein Teil desselben wird zum Fangapparat (Dionaea, Nepenthes, Sarracenia), und die Digestionsdrüsen haben nur mehr die Aufgabe, das verdauende Sekret auszuscheiden und eventuell auch bei der Absorption der gelösten Bestandteile des Insektes mitzuwirken.

Die Digestionsdrüsen sind in morphologischer Hinsicht Haargebilde von sehr verschiedenartiger Gestalt. Auf der Oberseite der Blätter von Pinguicula treten zweierlei Drüsen auf. Erstens langgestielte Drüsenhaare, deren scheibenförmiges Köpfchen einen klebrigen Schleim aussondert; dies sind die Fanghaare. Zweitens sitzende Drüsen, deren niedere, scheibenförmige Stielzelle sowie die Fußzelle unter das Niveau der Epidermisaußenwände eingesenkt ist (Fig. 204).

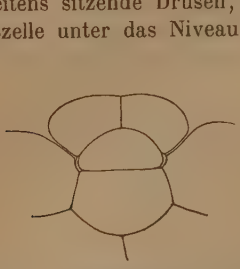


Fig. 204. Verdauungsdrüse von Pinguicula vulgaris.

Der scheibenförmige Drüsenkörper besteht gewöhnlich aus acht Zellen, indem nach erfolgter Quadrantenteilung noch vier antikline Wände gebildet werden. Die Drüsenzellen sind sehr plasmareich; um eine zentrale Plasmaansammlung herum, die den mit Eiweißkristallen versehenen Kern enthält, wird das Plasma von zahlreichen großen und kleinen Vakuolen durchsetzt. Die Stielzelle besitzt stark cutinisierte Seitenwände. Diese sitzenden Drüsen sind die eigentlichen Verdauungsdrüsen; sie sind im ungereizten Zustande nicht klebrig und beginnen erst auf den Reiz hin, den das tote Insekt auf sie ausübt, das Verdauungsenzym auszuscheiden. Ebenso verhalten sich die kurzgestielten, schuppenförmigen Digestionsdrüsen von Dionaea muscipula. Bei der Gattung Nepenthes sind sie von kugeliger oder kuchenförmiger Gestalt, ungestielt und sitzen mit ihrem scheibenförmigen Fußstück am Grund einer Vertiefung, von deren oberem Rande sie überdacht werden (Fig. 205). Der vielzellige Drüsenkörper besteht aus einer Anzahl von Innenzellen und den radial-gestreckten, die äußerste Lage bildenden Drüsenzellen. Unter jeder Drüse beobachtet man die kurzen, relativ weitlumigen Tracheiden eines Gefäßbündelendes. Dies ist der anatomische Ausdruck für die reiche Wasserzufuhr zu diesen Organen, die schon frühzeitig eine wässerige, etwas schleimige Flüssigkeit absondern. Sie sammelt sich in den Kannen an, auf deren Innenfläche im unteren Teile die überaus zahlreichen Drüsen sitzen.

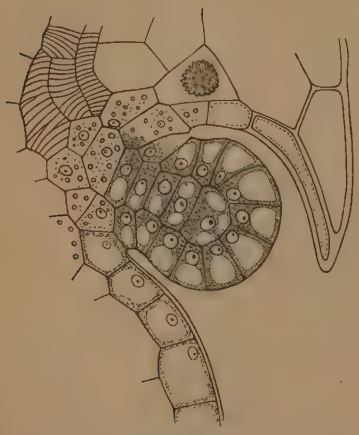


Fig. 205. Verdauungsdrüse von Nepenthes phyllamphora.

Am merkwürdigsten sind wohl die Digestionsdrüsen der Droseraarten gebaut, die nicht nur das verdauende Sekret aussondern, sondern schon vorher als ein zur Ausführung von Reizbewegungen befähigter Fangapparat fungieren, und schließlich auch die Absorption der gelösten Substanzen besorgen. In dichter Stellung bedecken diese Drüsenzotten den Rand und die Oberseite der runden oder länglich-spatelförmigen Blattspreiten. Jede Zotte besteht aus einem Stiele, der bei den randständigen Zotten am längsten ist, und einem kolbigen

Köpfchen (Fig. 206). Ein Gefäßbündelende, aus einer engen, spiralig verdickten Tracheidenreihe bestehend, durchzieht den Stiel und erweitert sich im Köpfchen keulenförmig; hier tritt ein ganzes Bündel kurzer Tracheiden auf: die intensive Sekretionstätigkeit erfordert eine gesteigerte Wasserzufuhr, für die durch den Eintritt eines Tracheidenstranges in die Zotte gesorgt ist. Die Anschwellung des Bündelendes wird von drei Zellagen bedeckt, von denen die innerste in der Beschaffenheit ihrer Zellwandungen einer Schutzscheide mit wellig verbogenen und »verkorkten« Radialwänden gleicht (Goebels »Mittelschicht«), wogegen die äußerste Zellschicht von den am Scheitel des Köpfchens am meisten gestreckten Sekretzellen gebildet wird. Sie sind mit einer hochgradig permeabeln Cuticula versehen. Die beiden äußeren Zellagen enthalten einen purpurrot gefärbten Zellsaft. Bei den randständigen Zotten beschränkt sich der eben geschilderte Bau auf ihre Oberseiten, während die Unterseiten mit einer gewöhnlich gebauten Epidermis versehen sind.

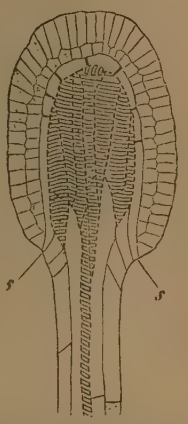


Fig. 206. Verdauungsdrüse von Drosera rotundifolia im Längsschnitt. *ss* schutzscheidenähnliche Umhüllung der Tracheiden. Vergr. 145. (Nach de Bary, Vergl. Anatomie.)

Bei der verwandten Gattung Drosophyllum läßt sich direkt beobachten, daß die auffallende Permeabilität der Cuticula, welche die Drüsenzotten bedeckt, auf dem Vorhandensein sehr feiner, äußerst zahlreicher Poren beruht. Nach Auflösung der protoplasmatischen Zellinhalte durch Javellesche Lauge erscheint die Cuticula in der Flächenansicht überaus fein punktiert, auf Durchschnitten durch die Drüse ebenso fein quergestrichelt.

Das von den Digestionsdrüsen ausgeschiedene verdauende Sekret enthält ein proteolytisches Enzym, das seiner Wirkung nach mit dem Pepsin des Magensaftes vollkommen übereinstimmt, ferner auch freie Säure (Propion-, Ameisen-, Zitronen- und Äpfelsäure), die bei der Lösung der Eiweißstoffe des gefangenen Insektes mitwirkt; diese Lösung beruht in allen Fällen auf Peptonbildung. Die Sekretion erfolgt unabhängig oder als Folge von chemischen oder mechanischen Reizen.

Die Digestionsdrüsen der insektenfressenden Pflanzen sind, wie zuerst Goebel angedeutet hat, und von mir für Pinguicula bestimmt nachgewiesen, für Nepenthes wahrscheinlich gemacht wurde, aus Trichomhydathoden hervorgegangen. Bei Pinguicula treten auf der Laubblattunterseite typische Hydathoden von ganz ähnlicher Ausbildung auf, wie die sitzenden Digestionsdrüsen der Blattoberseite. Die noch nicht insektivoren Vorfahren von Pinguicula haben demnach höchstwahrscheinlich auf beiden Blattseiten wasserausscheidende und -aufsaugende Drüsenhaare von ungefähr jenem Bau besessen, den die Hydathoden der Blattunterseite noch heute zeigen. Die Drüsenhaare der Blattoberseite mögen dabei sehr bald ein etwas schleimiges Sekret ausgeschieden haben, und zwar zu dem bereits von Goebel angedeuteten Zweck: um das ausgeschiedene Wasser festzuhalten, vielleicht auch langsamer verdampfen zu lassen und so eventuell wieder

absorbieren zu können. Damit war die Möglichkeit des zunächst rein zufälligen Insektenfanges gegeben, und nun entwickelten sich die Hydathoden der Blattoberseite zur vollständigeren Ausnützung des mit dem Insektenfange verbundenen Vorteils zu Digestionsdrüsen weiter, wobei dann auch die bereits oben angedeutete Arbeitsteilung zwischen sitzenden und gestielten Drüsenhaaren sich einstellte. — In analoger Weise hat man sich wohl auch die phylogenetische Entwickelung der Digestionsdrüsen anderer Insektivoren vorzustellen.

2. Die Verdauungsdrüsen der Keimpflanzen[9]).

Die Mobilisierung der verschiedenen Reservestoffe in keimenden Samen hat, wie von Sachs betont worden ist, die Aufgabe, die aufgespeicherten plastischen Baustoffe löslich und transportabel zu machen und sie überdies »in eine bei dem Wachstum unmittelbar brauchbare Form zu überführen«. Wohl in allen Speichergeweben geschieht dies unter dem Einfluß von Enzymen, so daß Hansen den ganzen Vorgang der Reaktivierung unter Hinweis auf analoge Prozesse im Tierkörper mit Recht als Verdauung bezeichnet hat. In der Mehrzahl der Fälle vermögen die Protoplasten der Speicherzellen selbst die betreffenden Enzyme in hinreichender Menge zu bilden. In gewissen Fällen aber, namentlich dann, wenn das Endosperm rasch keimender Samen entleert werden soll, wird die enzymbildende Tätigkeit der Speicherzellen nicht selten durch die Funktion besonderer Verdauungsdrüsen ergänzt, die dann in erster Linie die Auflösung der Reservestoffe bewirken.

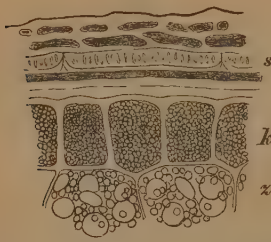


Fig. 207. Peripherer Teil eines Querschnittes durch ein ruhendes Weizenkorn. *s* Frucht- und Samenschale. *kl* Kleberschicht. *z* die an die Kleberschicht grenzenden Teile der stärkeführenden Speicherzellen. Vergr. 300.

Bei den Gräsern, auf die sich die bisherigen Untersuchungen hierüber beschränken, scheidet zu Beginn der Keimung das Absorptionsgewebe des Scutellums (des Kotyledo) Diastase aus, welche die Stärkekörner der angrenzenden Endospermschichten angreift und auflöst. Sehr bald beginnt aber auch die sogenannte Kleberschicht des Endosperms Diastase zu sezernieren, die früher zum Speichersystem gerechnet wurde, die aber nach meinen Untersuchungen zu den Verdauungsdrüsen gehört.

Im ruhenden Zustande der Grasfrucht enthält die Kleberschicht, zu der sich die äußerste Zellage des Endospermkörpers differenziert, überaus zahlreiche Proteinkörner, die zwar sehr klein, aber typisch gebaut und mit Globoiden versehen sind (Fig. 207 *kl*). Dazwischen tritt eine ziemlich fettreiche plasmatische Grundsubstanz auf, in deren Mitte der Zellkern liegt. Die Zellen besitzen eine prismatische Form und sind in radialer Richtung häufig etwas gestreckt (Secale, Triticum, Avena). Bei Oryza sativa, Arrhenatherum elatius u. a. wird die sonst ungeteilt bleibende Schicht durch tangentiale Teilungen zweischichtig, bei Hordeum 3—4schichtig. Die Innen- und Seitenwände sind mehr oder minder verdickt und, wie Tangl gezeigt hat, von überaus zahlreichen Plasmodesmen durchzogen.

Ein wesentlich anderes Bild zeigt uns die »Kleberschicht« zur Zeit der Keimung. Während der stärkehaltige Teil des Endosperms beim Roggen, Weizen, Hafer u. a. zu einem weichen Brei geworden ist, bildet die Kleberschicht nach wie vor eine zusammenhängende Zellage, die sich bloß von den angrenzenden Stärkezellen des Endosperms vollständig getrennt hat. Die in ihr aufgespeicherten Reservestoffe finden zur Ausbildung mächtig entwickelter Plasmakörper Verwendung, wie sie für typische Drüsenzellen charakteristisch sind (Fig. 208). Der Umstand, daß die in der Kleberschicht gespeicherten Reservestoffe nach ihrer Auflösung nicht auswandern, sondern der Hauptsache nach zum Wachstum der Protoplasten der Kleberschicht selbst verwendet werden, beweist sofort, daß die in Rede stehende Schicht nicht zum Speichersytem zu rechnen ist, sondern eine besondere Aufgabe zu erfüllen hat, welche die Ausbildung mächtiger Plasmakörper voraussetzt. Auch späterhin spricht nichts dafür, daß aus den alternden Kleberzellen plastische Baustoffe austreten und dem Keimlinge zugeführt werden. Bevor die Kleberzellen absterben, findet nämlich eine fettige Degeneration ihres Plasmas statt; im Zellumen treten immer zahlreicher werdende, stark lichtbrechende Tröpfchen auf, die ihren Reaktionen zufolge wenigstens teilweise aus einem fetten Öl bestehen. Sie sind auch dann noch in den abgestorbenen Kleberzellen enthalten, wenn der stärkehaltige Teil des Endosperms schon längst entleert ist und der herangewachsene Keimling sich selbständig ernährt.

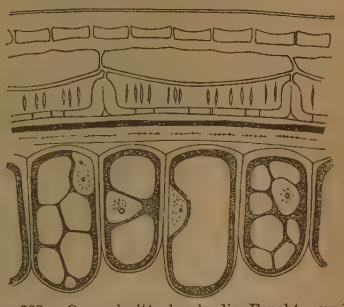


Fig. 208. Querschnitt durch die Frucht- und Samenschale und die Kleberschicht eines keimenden Roggenkorns.

Daß die derart gebauten plasmareichen Kleberzellen zur Zeit der Keimung Diastase ausscheiden, geht mit großer Wahrscheinlichkeit bereits aus der von früheren Forschern z. B. von Tangl, konstatierten Tatsache hervor, daß die Korrosion und Auflösung der Stärkekörner in den unmittelbar unter der Kleberschicht liegenden Endospermzellen viel früher eintritt, als im mittleren Teile des Endosperms. Am spätesten erfolgt die Auflösung der Stärke beim Roggen in der Nähe der Längsfurche auf der Bauchseite des Korns, wo die Kleberschicht nur unvollkommen ausgebildet ist. Den direkten Beweis für die Diastasesekretion der in Rede stehenden Zellschicht habe ich dann in der Weise erbracht, daß ich von keimenden Roggen-, Weizen- und Maisfrüchten mehrere Quadratmillimeter große Stückchen der Fruchtschale mit der Schere herausschnitt, die daran befindliche Kleberschicht sorgfältig mit 1—2 prozentiger Zuckerlösung abspülte und dann eine dünne Schicht von mit Wasser angerührtem Roggenmehl- oder Stärkebrei auf sie auftrug. Nach 24 Stunden waren die Stärkekörner schon hochgradig korrodiert nnd häufig zerbröckelt. Ein auf Fließpapier aufgetragener Stärkebrei wies nach derselben Zeit noch ganz intakte oder nur spurenweise angegriffene Stärkekörner auf, woraus hervorgeht, daß jene hochgradige Korrosion über der Kleberschicht nicht etwa von Bakterien hervorgerufen wurde.

Die von den Kleberzellen sezernierte Diastase wird von ihnen selbst gebildet und nicht etwa nur seitens des Absorptionsepithels des Scutellums zugeleitet, wie Tangl annahm. Wenn man nämlich an trockenen Roggenkörnern knapp neben dem Rande des Scutellums mit dem Skalpell eine ringsherumgehende seichte Furche einschneidet, so daß der Zusammenhang des Scutellums mit der Kleberschicht unterbrochen wird, so verhalten sich die derart geringelten Körner bei der Keimung genau so wie die intakten. Die Korrosion und Auflösung der Stärkekörner beginnt wieder in den der Kleberschicht unmittelbar angrenzenden Stärkezellen.

Die Funktion der Kleberschicht als diastaseausscheidendes Drüsengewebe ist in der Regel abhängig von dem Verbrauch des Umwandlungsproduktes der Stärke, des Zuckers, seitens des wachsenden Keimlings. Wenn man von einem ruhenden Roggen- oder Weizenkorn den Embryo ablöst und dann das Korn ins Keimbeet bringt, so unterbleibt, wie schon Sachs gezeigt hat, die Auflösung der Stärke. Beim Mais vermag auch in embryolosen Körnern die Kleberschicht Diastase auszuscheiden, doch hört auch hier die Sekretion nach einigen Tagen auf[10]).

Inwieweit auch die in den Samen zahlreicher anderer Phanerorgamenfamilien auftretenden »Kleberschichten, Stickstoffschichten, Plasmaschichten«, und wie die in Rede stehenden Zellagen sonst noch genannt werden, als Verdauungsdrüsen fungieren, ist vorläufig noch unbekannt.

C. Die Nektarien[11]).

Zur Anlockung von Insekten, welche die Fremdbestäubung vermitteln, wird von eigenen Drüsen, den nuptialen Nektarien, die an den verschiedensten Blütenorganen auftreten können, ein zuckerreiches Sekret ausgeschieden. Das zartwandige Sekretionsgewebe ist meist oberflächlich gelegen und besteht aus umgewandelten Epidermiszellen, die manchmal von papillöser Beschaffenheit oder auch palisadenförmig gestaltet sind. Häufig ist das darunter befindliche dünnwandige Parenchym gleichfalls als Drüsengewebe entwickelt. Die äußerste Zellschicht besitzt nicht selten Spaltöffnungen, die nach Behrens als »Saftventile« fungieren, und bisweilen Vorrichtungen zum Festhalten des ausgeschiedenen Nektars. So sind z. B. die Außenwände des Nektariumgewebes verschiedener Umbelliferen (Pastinaca sativa, Heracleum Spondylium, Daucus Carota) mit vielfach gewundenen Cuticularleisten versehen, die den Nektar durch Adhäsion festhalten. Der Lage nach innere Drüsen sind manche »Septalnektarien« der Liliifloren und Scitamineen, die nach Graßmann durch teilweise Nichtverwachsung der Fruchtblätter in den Nähten zustande kommen. Sie stellen im ausgebildeten Zustande Kanäle und Spalten in der Fruchtknotenwand vor, die auch verzweigt sein können und von dem meist stark papillösen oder palisadenartigen Sekretionsgewebe ausgekleidet werden. Durch eigene Ausführungsgänge ist für die Entleerung des Nektars gesorgt.

Bezüglich der Ausscheidung des Sekretes sind zwei Prozesse auseinanderzuhalten; die Sekretion eines osmotisch wirksamen Materiales und die darauf folgende Wasserausscheidung, die zur Verflüssigung des ersteren, zur eigentlichen Nektarbildung führt. Die osmotisch wirkende Substanz kommt entweder

durch chemische Metamorphose bestimmter Schichten der Außenwände zustande, der sodann die Sprengung der Cuticula folgt, oder die Zellen des Nektariumgewebes scheiden selbst jene Stoffe aus, die eine osmotische Saugung einleiten. Auf eine solche Saugung ist nämlich nach Wilson die Wasserausscheidung der Nektarien zurückzuführen. Diese hört auf, sobald die osmotisch wirkenden Stoffe durch Auswaschen mit Wasser beseitigt werden, und sie beginnt von neuem, wenn man ein winziges angefeuchtetes Zuckerstückchen auf die Oberfläche des Nektariums bringt. Ob dies der alleinige Modus der Nektarausscheidung ist, ist ungewiß.

Der Nektar enthält reichlich Zuckerarten, neben denen nach Bonnier in geringerer Menge auch Gummi, Dextrin, Mannit und einige stickstoff- und phosphorhaltige Substanzen vorkommen. Nach dem genannten Autor variiert der Wassergehalt des Nektars zwischen 60 und 85%.

Bei verschiedenen Pflanzen kommen in oder außerhalb der Blütenregion an Kelch-, Hoch- und Laubblättern, Blattstielen, Nebenblättern extranuptiale

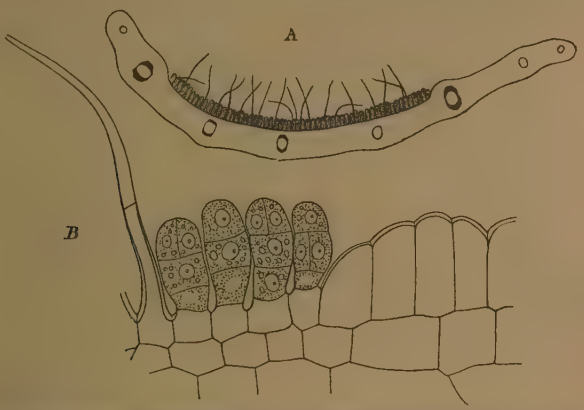


Fig. 209. *A* Querschnitt durch ein Nebenblatt von Vicia sepium mit dem Nektarium (schwach vergrößert) *B* Rand des Nektariums (stärker vergrößert).

Nektarien vor, die nach den Untersuchungen Belts, Delpinos u. a. zur Anlockung von Schutzameisen bestimmt sind. An den Kannen- und Schlauchblättern von Nepenthes und Sarracenia haben sie die Beutetiere anzulocken. Ihr histologischer Bau ist ein ziemlich verschiedenartiger. Häufig erinnern sie an die nuptialen Nektarien, in anderen Fällen sind sie hauptsächlich oder ausschließlich epidermale Gebilde, umgewandelte zartwandige Epidermiszellen, die in großer Zahl ein palisadenartiges Sekretionsgewebe bilden, oder Trichome von verschiedener, meist keulen- oder schuppenförmiger Gestalt, die in Gruppen beisammen stehen. So tritt z. B. bei Vicia sepium und anderen Arten auf der Unterseite jedes Nebenblattes ein Nektarium auf, das aus dicht nebeneinander stehenden Keulenhaaren besteht (Fig. 209). Jedes Haar weist eine Fußzelle, eine kurze Stielzelle und 3—4 Drüsenzellen auf; letztere enthalten einen stark ausgebildeten Plasmakörper und reichlich Gerbstoffballen. Bei der Zuckerreaktion (nach Arth. Meyer) tritt in den Drüsenzellen reichliche Abscheidung von Kupfer-

oxydul ein, was auf einen beträchtlichen Zuckergehalt hinweist. Zwischen den sezernierenden Keulenhaaren treten einzelne 3—6 mal so lange, in eine dünne Spitze auslaufende Haare auf, die vielleicht dazu bestimmt sind, den ausgeschiedenen Nektar durch Kapillarwirkung festzuhalten.

Die von Correns eingehend untersuchten extranuptialen Nektarien verschiedener Dioscoreaarten bestehen aus einem eingesenkten Drüsenkörper, der auf der Laubblattunterseite von ellipsoidischer, an den Blattstielen und Stengelinternodien von spindelförmiger Gestalt ist und entwickelungsgeschichtlich aus einer einzigen Protodermzelle hervorgeht. Die periphere Zellschicht des vollkommen ausgebildeten Drüsenkörpers ist verkorkt und nimmt so den Charakter einer Schutzscheide an.

Noch eigentümlicher sind nach Zimmermann die bei der Gattung Fagraea an der Basis der Blattstiele und auf der Blattfläche vorkommenden Nektarien gebaut. Die palisadenartig gestreckten Sekretzellen kleiden die Wandungen eines Kanals aus, der sich im Innern des Blattes mehr oder minder reich verzweigt und mit einem senkrecht zur Oberfläche des Blattes verlaufenden Ausführungsgange nach außen mündet (Fig. 210 *B*). Der Ausführungsgang wird von einer tief in das Gewebe des Blattes hineinwachsenden schlauchartigen Protodermzelle gebildet, die schließlich zugrunde geht (Fig. 210 *A*). Ihr Lumen entspricht dem Ausführungsgange, der später noch selbständig sich erweitert. Diese extranuptialen Nektarien bilden also ein Analogon zu manchen Septalnektarien.

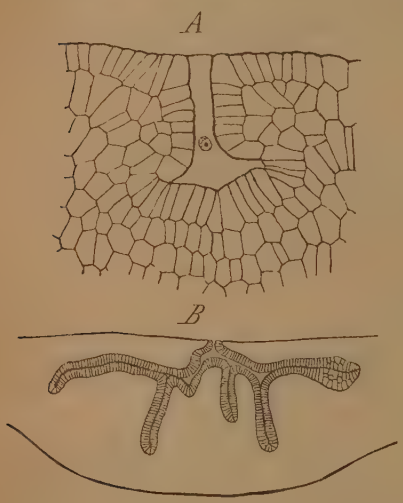


Fig. 210. *A* extranuptiales Nektarium von Fagraea fragrans, das erst in Entwickelung begriffen ist; das Lumen der großen schlauchförmigen Protodermzelle mit dem Kern wird zum Ausführungsgang. *B* ausgebildetes Nektarium von Fagraea lanceolata im Querschnitt. (Nach Zimmermann.)

Ihrer Funktion entsprechend sondern die extranuptialen Nektarien viel länger Nektar aus, als die meist kurzlebigen nuptialen Nektarien. Auch wird ihre sezernierende Tätigkeit durch Auswaschen nicht oder nicht in dem Maße beeinflußt, wie bei den letzteren. Schimper hat dies für die Nektarien von Cassia neglecta experimentell nachgewiesen, und von mir wurde dasselbe für die Nektarien von Vicia sepium festgestellt. Es scheint hier demnach eine direkte Ausscheidung des zuckerhaltigen Sekretes vorzuliegen. Dafür spricht auch das von M. Nieuwenhuis-von Uexküll-Güldenbrand nachgewiesene Vorkommen zahlreicher, meist gewundener Sekretionskanälchen in den mächtigen Cuticularschichten verschiedener extranuptialer Nektarien (Endospermum moluccanum, Aleurites moluccana, Poinsettia pulcherrima, Helicteres hirsuta u. a.).

In phylogenetischer Hinsicht dürften die meisten Nektarien, gleich den Digestionsdrüsen der Insektivoren, von Hydathoden abzuleiten sein, und zwar so-

wohl von Epithem-, wie von Trichomhydathoden. Bei Vicia sepium besitzen z. B. die Keulenhaare der extranuptialen Nektarien genau denselben Bau, wie die als Wasserdrüsen fungierenden Keulenhaare auf den Oberseiten der jungen Fiederblättchen.

D. Die Öl-, Harz-, Schleim- und Gummidrüsen.

1. Äußere Drüsen (Hautdrüsen)[12].

So wie die epidermalen Hydathoden und Nektarien können auch jene drüsigen Sekretionsorgane, welche die in der Überschrift angegebenen und diesen verwandte Stoffe ausscheiden, in morphologisch-entwickelungsgeschichtlicher Hinsicht epidermale Gebilde sein.

Im einfachsten Fall erscheint die Sekretionstätigkeit als eine Funktion gewöhnlicher Epidermiszellen; namentlich gilt dies für die Epidermis jener Knospenschuppen, die ohnehin schon mit drüsigen Haargebilden versehen sind (Rumex, Rheum, Coffea, Alnus, Betula usw.). Auf diese Weise kommen sog. Drüsenflächen zustande. Bei verschiedenen Sileneen treten unter den Stengelknoten klebrige Zonen auf, in denen zwischen den gewöhnlichen Epidermiszellen auch noch abweichend gebaute sich vorfinden; diese sind nach Unger bei Silene nemoralis etwas breitere Zellen mit papillöser Außenwand und reichem, körnigem Plasmainhalte; wahrscheinlich fungieren sie als die eigentlichen Sekretzellen der Drüsenfläche. Noch auffallender und vollständiger ist die Umwandlung von Epidermiszellen in typische Sekretzellen bei den Drüsenflecken vor sich gegangen, die als kleine, scharf umschriebene Sekretionsorgane besonders häufig auf den Zähnen der Laubblätter zahlreicher Pflanzen vorkommen (z. B. bei Prunus- und Salixarten, Ricinus u. a.). Die den Drüsenfleck bildenden Sekretzellen sind meist von gestreckter prismatischer Form und palisadenartiger Lagerung; außerdem unterscheiden sie sich auch durch die Zartheit der Wandungen und den reichen Plasmainhalt von den angrenzenden Epidermiszellen. Schließlich sind hier noch die sog. Zwischenwanddrüsen der Gattung Psoralea zu erwähnen. Der epidermale rundliche Drüsenkörper besteht aus einer größeren Anzahl schlauchförmiger Sekretzellen, die teils meridianartig gekrümmt, teils unregelmäßig geschlängelt sind.

Von besonderem Formenreichtum sind die drüsigen Haargebilde. Die Drüsenhaare gliedern sich, vom Fußstück abgesehen, gewöhnlich in zwei Teile: in einen kürzeren oder längeren Stiel, der ein- bis mehrzellig sein kann, und in die eigentliche Drüse, die als rundliches Köpfchen dem Stiel aufsitzt. Dieses Köpfchen ist entweder einzellig (z. B. bei Pelargonium zonale Fig. 211 *A*, Primula sinensis), oder es ist in Kugelquadranten geteilt (Lamium, Plectranthus u. a.), oder es besteht endlich aus einer größeren Anzahl von Sekretzellen (Sanguisorba carnea). Die Stielzellen fungieren bisweilen infolge ihres Chlorophyllgehaltes als lokaler Assimilationsapparat der Drüse. Die Drüsenzotten gliedern sich so wie die Drüsenhaare gewöhnlich in einen Stiel, der hier aus einem gestreckten Zellkörper besteht, und in ein meist vielzelliges, sezernierendes Köpfchen (Sonchus flexuosus, Rubus odoratus, Rosa, Cannabis u. a.).

Nicht selten wachsen einzelne Zellen des Stieles zu kleinen Drüsenhaaren aus (Begonia Rex). Die Drüsenschuppen endlich sind gleichfalls kurz- oder langgestielt und charakterisieren sich, wie schon die Bezeichnung aussagt, dadurch, daß die Sekretzellen eine schuppenartige, bisweilen napfähnlich vertiefte Zellfläche bilden. Als Beispiele seien die oft beschriebenen Lupulindrüsen des Hopfens erwähnt, ferner die Drüsenschuppen von Ribes nigrum (Fig. 211 *B*), der Thymus-, Mentha- und Saturejaarten. Bei Pyrethrum balsamita (Fig. 212) bestehen die Drüsenhaare aus einer schuppenförmigen Zellfläche, die senkrecht zur Organoberfläche orientiert ist und von vier Etagen gebildet wird; jede Etage ist zweizellig. Die oberste Etage besteht aus den beiden farblosen plasmareichen Sekretzellen; die beiden nächsten Etagen besitzen zahlreiche Chlorophyllkörner und stellen den Assimilationsapparat der Drüsen vor.

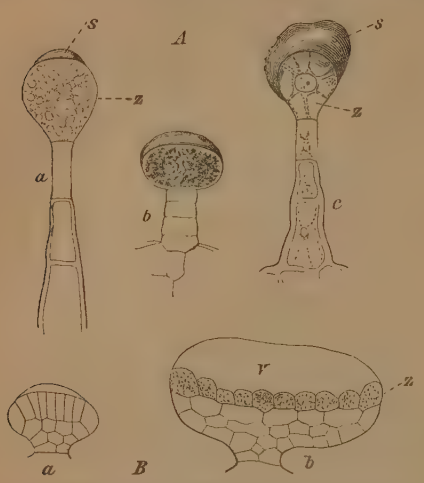


Fig. 211. Hautdrüsen. *A* Drüsenhaare des Blattstiels von Pelagonium zonale; *z* Sekretzelle, *s* Sekret. Vergr. 260. *B* Drüsenschuppen des Laubblattes von Ribes nigrum; *a* junges Stadium, die Cuticula wird durch das Sekret bereits abgehoben; *b* ausgebildetes Stadium; *z* Sekretionszellen; *v* Drüsenraum, durch Abhebung der Cuticula entstanden. Das Sekret ist bei *a* und *b* mittels Alkohols entfernt worden.

Das Vorkommen der Drüsenhaare beschränkt sich auf Stengel und Blätter und auf die Blütenregion; den Wurzeln fehlen sie. Als einzige Ausnahme ist bisher von mir das Auftreten von mehrzelligen Drüsenhaaren an den in relativ trockener Luft sich entwickelnden Wurzeln der Adventivknospen in den Blattknoten von Bryophyllum calycinum und crenatum beobachtet worden.

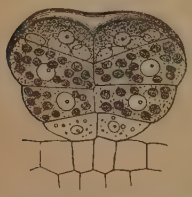


Fig. 212. Drüsenschuppe von Pyrethrum balsamita.

Der Vorgang der Sekretion verläuft nicht bei allen Hautdrüsen in gleicher Weise. Bei den Schleim sezernierenden Drüsen tritt dieser von vornherein als Bestandteil der Zellwand und nicht des Zellinhaltes auf, indem bestimmte Zellwandschichten unter der Cuticula verschleimen. Durch die Schleimmasse wird die Cuticula blasig abgehoben, stark gedehnt und schließlich zerrissen.

Bei den ätherisches Öl, bzw. Harz ausscheidenden Drüsenhaaren tritt das Sekret, wie schon von Hanstein angedeutet, von de Bary bestimmt ausgesprochen wurde, in den meisten Fällen zuerst als Bestandteil der Zellwand auf[13]). Diese verdickt sich, und zwischen Cuticula und Zelluloseschicht erscheint das Sekret als eingelagerte Masse von stets zunehmender Mächtigkeit. Das Auftreten des Sekretes in der Zellwand beginnt häufig am Scheitel des Drüsen-

köpfchens, oft auch an verschiedenen anderen Stellen gleichzeitig (Fig. 213). Die Cuticula wird blasig abgehoben, und oft greift dieser Prozeß bei reichlicher Sekretion auch auf die benachbarten Wandungsteile der nicht sezernierenden Zellen des Drüsenhaares über (Fig. 212). Die Abhebung der Cuticula wird nach Hanstein durch Verschleimung der angrenzenden Membranlamelle vorbereitet und erleichtert. So entsteht ein vom Sekret erfüllter Drüsenraum, wobei die Cuticula stark gedehnt wird. Schließlich reißt sie, und das Sekret ergießt sich nach außen. In manchen Fällen findet nach Hanstein eine Regeneration der Cuticula statt, worauf der Sekretionsprozeß von neuem beginnt.

Weniger häufig als in den Außenwänden findet die Ablagerung des Sekretes in den die Sekretzellen trennenden Zwischenwänden statt. Solche »Zwischenwanddrüsen« kommen z. B. in Form von kreisförmigen Schuppen auf der Blattunterseite von Rhododendronarten, in Form von eingesenkten Drüsenkörpern in den Laubblättern von Psoraleaarten vor. (Vgl. S. 475.)

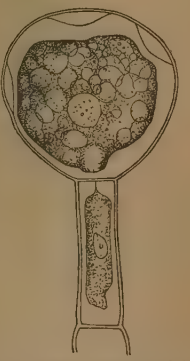


Fig. 213. Drüsenhaar von Pelargonium zonale, nach der Plasmolyse mit Alkohol behandelt.

Was den näheren Vorgang der Sekretbildung in der Zellwand betrifft, so ist darüber noch nichts bekannt. Möglicherweise ist das Sekret das Produkt einer chemischen Metamorphose bestimmter Zellwandschichten, die dann in dem Maße, als sie zur Sekretbildung verbraucht würden, immer wieder neu entstehen müßten. Wahrscheinlicher aber ist es, daß das Rohmaterial für die Sekretbildung direkt aus dem Zellumen stammt, in dem man tatsächlich vor Beginn der Sekretion, und auch noch während dieser, zahlreiche Tröpfchen und Ballen von sehr verschiedener Größe beobachten kann, die mehr oder minder stark lichtbrechend sind und nach den Untersuchungen Tunmanns aus Fett und Gerbstoff bestehen. Mag nun die Entstehung des Sekretes auf diese oder jene Weise erfolgen, in jedem Fall steht dieser chemische Vorgang unter dem Einfluß der lebenden Protoplasten der Drüsenzellen. Wie sich dieser Einfluß durch die innerste Zelluloselamelle der Wand hindurch geltend macht, ist freilich gänzlich ungewiß.

In manchen Fällen scheint das im Lumen der Drüsenzellen gebildete Sekret direkt nach außen, also auch durch die Cuticula hindurch, sezerniert zu werden. Nach J. Behrens soll dies bei den Drüsenhaaren von Ononis spinosa der Fall sein, wo das dünnflüssige ätherische Öl zuerst im Plasma der Köpfchenzellen auftritt und später in Form von zahlreichen kleinen Tröpfchen an der Außenfläche des Drüsenkopfes, über der zarten Cuticula, zu beobachten ist. Die sich vermehrenden und vergrößernden Tröpfchen fließen zu einem größeren Tropfen zusammen, der schließlich abrinnt. Hierher gehören wohl auch die ein saures Sekret absondernden Drüsenhaare von Cicer arietinum und verschiedenen Onagrarieen, auf deren Köpfchen, wie Stahl beobachtet hat, auch nach wiederholtem Abspülen mit Wasser stets neue Tropfen des sauern Sekretes erscheinen. — Endlich sind hier wahrscheinlich auch die mehlig bestäubten Köpfchenhaare der sog. Gold- und Silberfarne (Gymnogrammearten) und des

Laubes verschiedener Primeln (Primula Auricula, farinosa u. a.) anzureihen. Der mehlige Überzug der kurzgestielten Kopfzelle besteht aus zarten, häufig gebogenen Stäbchen und Nadeln von harz- oder fettartiger Beschaffenheit, die bei Gymnogramme nach de Bary der glatten Cuticula aufsitzen.

Die physiologische und ökologische Bedeutung der in diesem Kapitel besprochenen Hautdrüsen richtet sich nach der Beschaffenheit des Sekretes. Wenn wir von der Möglichkeit absehen, daß in manchen Fällen lediglich die Ausscheidung eines nutzlosen Endproduktes des Stoffwechsels bezweckt wird, so kommt den ausgeschiedenen Sekreten gewöhnlich die Bedeutung eines Schutzmittels zu, und zwar gegen zu starke Transpiration sowohl, wie gegen die Angriffe seitens der Tierwelt. In ersterer Hinsicht hat bereits Hanstein darauf hingewiesen, daß die Leimzotten oder Kolleteren der Knospenschuppen und jugendlichen Blattorgane als Schutzeinrichtungen fungieren, indem sie die sich entfaltenden zarten Blätter mit ihrem Sekret (einem Gemisch von Gummi und ätherischem Öl oder Harz) überziehen und so vor zu großer Transpiration und anderen Schädlichkeiten bewahren. Auch die ausgewachsenen Laubblätter mancher Pflanzen trockener Standorte und Klimate sind oberseits oder auf beiden Seiten mit einem glänzenden Harzüberzuge versehen, der in den meisten Fällen von Hautdrüsen sezerniert wird. Solche »lackierte Blätter«, wie Volkens[14]) sie nennt, sind durch den Firnis gegen zu starke cuticulare Transpiration sehr ausgiebig geschützt. — In zweiter Linie werden ätherische Öle und Harze ausscheidende Drüsen sehr häufig auch als Schutzmittel gegen Tierfraß fungieren; ob aber diese Bedeutung eine so hervorragende ist, wie Stahl annimmt, dürfte zu bezweifeln sein. Werden doch auch sehr sekretreiche Pflanzen von zahlreichen Tieren gefressen; so nähren sich z. B. von den Blättern von Thymus serpyllum nach Kaltenbach zwei Käferarten, die Raupen von 25 Schmetterlingsarten und die Larven einer Fliegenspezies (Trypeta serpylli); dazu kommt noch ein Schnabelkerf (Aphis serpylli) und eine Milbe (Calycophthora serpylli)[15]). Nicht weniger als sechs dieser Tierarten sind »Spezialisten« und auf Thymus serpyllum angewiesen.

Auf einem ganz anderen Gebiete hat Tyndall die biologische Bedeutung jener äußeren (und inneren) Drüsen gesucht, die leicht verdampfende ätherische Öle ausscheiden. Von dem genannten Physiker wurde gezeigt, daß eine Luftschicht, die mit den Dünsten eines ätherischen Öls geschwängert ist, die strahlende Wärme in viel geringerem Grade durchläßt, als reine Luft; die Diathermansie einer solchen Luftschicht ist beträchtlich verringert[16]). Wenn sich also die Pflanze mit einer durch die Verdampfung eines ätherischen Öls entstandenen Dunstschicht umgibt, so wird sie tagsüber im Sonnenschein gegen zu große Erwärmung bzw. Transpiration und nachts bei heiterem Himmel gegen zu große Abkühlung geschützt sein. Allerdings läßt sich gegen diese ansprechende Auffassung manches einwenden. — In der Blütenregion locken leicht verdampfende ätherische Öle, die häufig von Hautdrüsen sezerniert werden, durch ihren Duft Insekten an, welche die Fremdbestäubung vornehmen.

Der meist von Drüsenhaaren gebildete Schleimüberzug, der an den Vegetationsorganen zahlreicher Wasserpflanzen auftritt, besonders solange sie jung und unausgewachsen sind, wird von Stahl als ein Schutzmittel gegen die Angriffe von Tieren, speziell von Schnecken, aufgefaßt. Ich möchte diese Auf-

fassung dahin ergänzen, daß durch den Schleimüberzug auch eine vorzeitige Besiedelung der jungen Pflanzenteile mit Algen und Wasserbakterien verhindert wird. Goebel[17]) spricht dem Schleim die Aufgabe zu, die betreffenden Pflanzenteile, solange sie noch jung sind, vor der unmittelbaren Berührung mit dem umgebenden Wasser zu schützen, wodurch ihre »Auslaugung«, die osmotische Abgabe von anorganischen und organischen Stoffen verhindert oder erschwert würde. Von Hunger wird bei der biologischen Deutung der Schleimüberzüge junger Pflanzenteile, bei Wasserpflanzen sowohl wie bei Landpflanzen, der mechanische Gesichtspunkt betont. Er erblickt im Schleim eine Einrichtung, die es den Pflanzenteilen ermöglicht, von den an sie anstoßenden Gegenständen, ohne Nachteil zu erleiden, abzugleiten. Bei der Knospenentfaltung fungiert er gewissermaßen als Schmiere, welche die Reibungswiderstände herabsetzt. Aus diesem Grunde findet man Schleimbildung besonders bei Pflanzen, die mehr oder weniger gut entwickelte Blattscheiden besitzen, von denen die jüngeren Knospenteile während ihres Heranwachsens fest eingehüllt sind, infolgedessen beträchtliche Reibungsflächen zustande kommen (Polygoneen, Ficaria ranunculoides, Helleborus, Viola silvestris, Valerianellaarten u. a.). Auch das häufige Auftreten von zahlreichen Schleimhaaren an jungen, fest eingerollten Farnblattwedeln (Aspleniumarten, Trichomanes radicans, Blechnum spicant, Polypodium pustulatum u. a.) faßt Hunger von diesem Gesichtspunkt auf. Zweifelsohne hat diese Auffassung des Schleimüberzuges vieler junger Pflanzenteile als »Gleitmechanismus« viel für sich. — Endlich ist es eine naheliegende Annahme, daß in vielen Fällen der Schleim ein Schutzmittel gegen Austrocknung abgibt.

2. Innere Drüsen (Sekretbehälter)[18]).

In den Blatt- und Stengelorganen zahlreicher Pflanzen, namentlich in Laubblättern, kommen entweder unmittelbar unter der Epidermis oder in tieferen Gewebeschichten Drüsen vor, die man häufig schon mit freiem Auge als helle, durchscheinende Punkte wahrnehmen kann; so z. B. in den Blättern von Hypericum- und Lysimachiaarten, von Citrus, Amorpha u. a. Der Bau dieser inneren Drüsen ist weniger mannigfaltig, als der der Hautdrüsen. Die vorkommenden Verschiedenheiten beruhen in erster Linie auf der verschiedenen Entstehungsweise des Drüsenraumes, in zweiter Linie auf der verschiedenen Art des Zustandekommens einer die Drüse umgebenden Hülle; drittens endlich darauf, ob ein besonderer Entleerungsapparat ausgebildet wird oder nicht.

Der interzellulare Drüsenraum ist gewöhnlich von rundlichen Umrissen, seltener sack- oder schlauchartig. Bei den Myrtaceen, den Hypericineen, Lysimachia, Amorpha u. a. kommt er durch das Auseinanderweichen der Sekretzellen zustande, die im ausgebildeten Zustande der Drüse die Wandungen des schizogenen Drüsenraumes als eine zusammenhängende Zellschicht auskleiden. Bei den Rutaceen werden dagegen die Drüsenräume durch frühzeitige Auflösung der Sekretzellen gebildet, nachdem sich im Inhalt dieser Sekret gebildet hat. Die Zellwände verschwinden, und die Sekrettröpfchen fließen allmählich zu größeren Massen zusammen. An den Wandungen solcher lysigener Drüsenräume lassen sich im fertigen Zustande höchstens noch Reste von aufgelösten Sekretzellen (unresorbierte Wandungsteile) nachweisen. Es ist übrigens hervor-

zuheben, daß in manchen Fällen der Drüsenraum schizogen angelegt und später auf lysigene Art noch erweitert wird. Eine solche Entstehung des Drüsenraumes ist zuerst von mir, und zwar im Laubblatt von Ruta graveolens beobachtet worden (Fig. 214 *C*); sie kommt auch sonst öfters vor und dürfte die Ursache sein, daß sich die Angaben der Autoren betreffs der Entstehungsweise verschiedener Drüsen nicht selten sehr widersprechen. Derart entstandene Drüsen hat Tschirch später als »schizolysigene« Sekretbehälter bezeichnet. — Mag übrigens die Entstehung des Drüsenraumes auf schizogenem oder lysigenem Wege vor sich gehen, in jedem Falle bewirkt das Gesamtwachstum des Organs noch eine ansehnliche Erweiterung des Raumes.

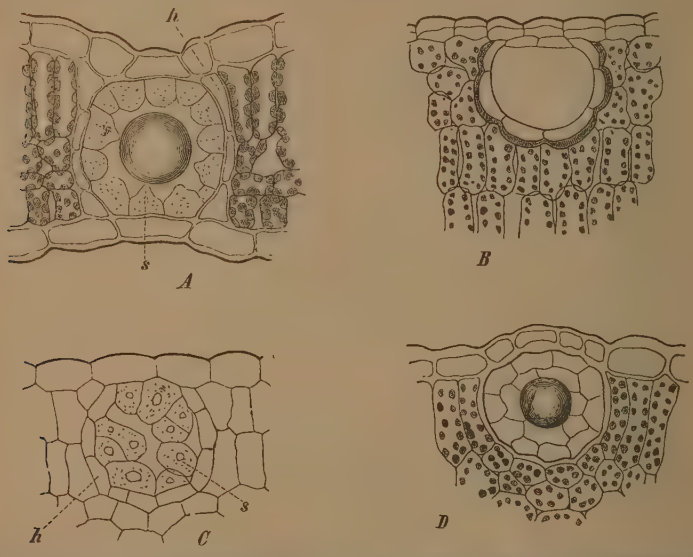


Fig. 214. Innere Drüsen. *A* aus dem Laubblatte von Hypericum perforatum; die Schutzhülle der Drüse besteht aus dünnwandigen, plattgedrückten Zellen (*h*), die Sekretzellen (*s*) sind häufig papillös. *B* Drüse aus dem Blatte von Myrtus ceylonica; die sezernierenden Zellen sind plattgedrückt mit außenseitig verdickten Wandungen. *C* junge Drüse aus dem Blatte von Ruta graveolens; *h* Schutzhülle; die Sekretzellen teilweise von der Drüsenwand losgelöst, den Drüsenraum ausfüllend. *D* Drüse aus dem Batte von Dictamnus albus.

Die sezernierende Zellschicht der schizogenen Drüsen besteht in den meisten Fällen aus einer einzigen Schicht von Sekretzellen (Fig. 214 *A*, *B*); fast immer zeichnen sich diese durch Inhalt, Form und häufig geringere Größe von den Zellen der Nachbargewebe aus. Was die Form betrifft, so sind die Sekretzellen ungefähr isodiametrisch, oder tangential abgeplattet; im ersteren Falle wölben sich gewöhnlich die freien Wandungen in das Innere des Drüsenraumes vor, oder zeigen sogar papillenähnliche Fortsätze (Hypericum perforatum). Schlauchförmig und meridianartig gekrümmt sind die Sekretzellen bei einigen Papilionaceen (Lonchocarpus, Derris, Milletia). Der Inhalt der Sekretzellen besteht zunächst aus körnigem, farblosem Plasma mit oftmals sehr großem Zellkern. Bezüglich der Bildung und Ausscheidung des Sekretes liegen einander widersprechende Angaben vor. Während verschiedene Forscher annehmen, daß

das Sekret (ätherisches Öl oder Harz) im Innern der Drüsenzellen gebildet wird und dann die Zellwände passiert, vertritt Tschirch die Ansicht, daß das Sekret erst in der Zellwand entsteht, und zwar in einer schleimigen Schicht derselben, die er als »resinogene Schicht« bezeichnet. Das Plasma der Drüsenzellen soll stets sekretfrei sein und bloß die »resinogenen Substanzen« liefern.

Bei der Mehrzahl der Pflanzen, die innere Drüsen besitzen, wird das Sekret nicht nach außen entleert. Die Drüse fungiert zugleich als Sekretbehälter; dies wird sogar ihre alleinige Aufgabe, wenn die alternden Sekretzellen ihre Tätigkeit einstellen und absterben, oder wenn die Sekretzellen frühzeitig unter Bildung eines lysigenen Drüsenraumes aufgelöst werden. In einigen Pflanzenfamilien sind aber Einrichtungen getroffen, die eine Entleerung des im Drüsenraum enthaltenen Sekretes nach außen ermöglichen.

Ein solcher Entleerungsapparat[19]) ist zuerst von mir für die subepidermalen Drüsen verschiedener Rutaceen nachgewiesen worden. Der ganze Apparat besteht aus zwei Bestandteilen, einem passiven, dem Drüsendeckel, und einem aktiven, der Drüsenwand.

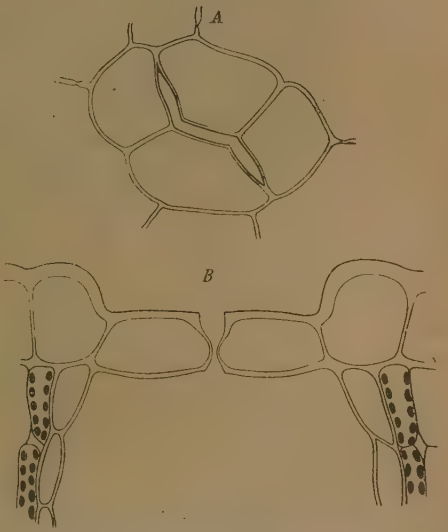


Fig. 215. Entleerungsapparat der inneren Drüsen von Ruta graveolens. *A* Oberflächenansicht des Deckels mit der Ausführungsspalte. *B* Querschnittsansicht.

Der Deckel setzt sich in der Regel aus vier Deckzellen zusammen, die durch Teilung einer protodermalen Mutterzelle entstanden sind (Fig. 215 *A*). Ihre Gestalt, sowie der Bau und die chemische Beschaffenheit ihrer Zellwände ist eine derartige, daß an präformierten Stellen, in den Seitenwänden, die Ausführungsspalten entstehen. Man kann die ersteren demnach als »Spaltwände« bezeichnen. Die Deckzellen sind fast immer ansehnlich niedriger, als die angrenzenden Epidermiszellen, bei Ruta graveolens und Pilocarpus pinnatifolius unter das Niveau der Epidermis eingesenkt (Fig. 215 *B*); diese flache Gestalt der Deckzellen begünstigt die Bildung der Ausführungsspalten, indem so die zu durchtrennenden Spaltwände nur eine geringe Höhe besitzen. Ferner ist es vorteilhaft, daß die Außenwände der Deckzellen, oder wenigstens ihre Cuticularschichten, gewöhnlich bedeutend dünner sind, als die der angrenzenden Epidermiszellen. Bei Agathosma pubescens sind die Cuticularschichten der Deckzellen allerdings ebenso mächtig; dafür erleichtert eine tiefe Furche, welche die Cuticularschichten über den Spaltwänden durchsetzt, die Bildung der Ausführungsspalte. Am wichtigsten ist aber die Beschaffenheit der

Seitenwände der Deckzellen, der Spaltwände. Diese werden von einer bald zarten, bald dickeren Mittelschicht durchzogen, die nach den erzielten Färbungen vorwiegend aus Pektinstoffen, bei Ruta und Pilocarpus auch aus Callose besteht. In dieser weichen Mittelschicht erfolgt die Spaltung der Wände. Ist diese in der später zu besprechenden Weise erfolgt, so gleicht der Deckel in der Querschnittsansicht oft auffallend einem Spaltöffnungsapparat.

Die ein- bis dreischichtige Drüsenwand, der aktive Bestandteil des Entleerungsapparates, besteht aus flachen, lückenlos aneinanderschließenden Zellen. Ihre Hauptaufgabe besteht darin, durch ihren starken Turgor auf den Drüseninhalt einen Druck auszuüben. Von der starken Turgeszenz dieser Zellen kann man sich leicht überzeugen, wenn man einen nicht zu dünnen Querschnitt durch ein lebendes Blatt von Ruta graveolens, wobei eine Drüse getroffen wurde, in Wasser beobachtet. Die unverletzten Wandzellen wölben ihre Innenwände enorm stark in den Drüsenraum hinein; die in der intakten Drüse flachen Wandzellen sind zu großen Blasen geworden. Die Dehnung der Innenwände erfolgt weit über ihre Elastizitätsgrenze hinaus; sie kann 55—80 % betragen. In den Wandzellen ist also reichlich osmotisch wirksame Substanz vorhanden; der dadurch erzielte starke Turgordruck, dem der Inhalt der Drüse ausgesetzt ist, reicht aber zur Entleerung der Drüse, beziehungsweise zur Bildung der Ausführungsspalte nicht aus. Eine spontane Entleerung des Drüseninhaltes findet nicht statt. Sie tritt erst ein, wenn das Blatt gebogen und so eine Drucksteigerung bewirkt wird; dabei begünstigt die Zugspannung, der die Zellen des Deckels auf der Konvexseite des gebogenen Blattes unterworfen sind, die Entstehung der Ausführungsspalte. Bei stark turgeszierenden Zweigen von Ruta graveolens genügt schon ein kräftiges Schütteln, um die Entleerung der Drüsen herbeizuführen.

Im Anschluß an meine Untersuchungen hat dann Detto gezeigt, daß auch die in der Blütenregion von Dictamnus auftretenden kurz gestielten, kugeligen oder birnförmigen Drüsen mit einem Entleerungsapparat versehen sind. Er besteht der Hauptsache nach aus einem dem Scheitel des Drüsenkörpers aufsitzenden mehrzelligen Haar oder Schnabel, der schon bei leiser Berührung abbricht, worauf die Ejakulation des Drüseninhaltes erfolgt. Aus den Abbildungen, die Detto mitteilt, geht hervor, daß die unteren Querwände des Schnabels als Spaltwände fungieren.

Die inneren Drüsen sind nicht nur bei den meisten Rutaceen mit einem Entleerungsapparat versehen. Er kommt auch bei den daraufhin untersuchten Myrtaceen vor, doch weicht er hier in einigen Punkten vor dem der Rutaceen ab. Er ist von mir für Myrtus communis kurz beschrieben, und dann von Porsch bei Eucalyptus globulus und pulverulenta eingehend studiert worden. Der Deckel besteht gewöhnlich nur aus zwei Zellen, deren Außenwände bei Eucalyptus stark verdünnt sind. Dasselbe gilt von den Innenwänden. Die Seitenwand, welche die beiden Deckzellen trennt, ist S-förmig gekrümmt, sehr stark verdickt und ungleichmäßig getüpfelt. Bei Biegungen des Blattes entsteht die Ausführungsspalte nicht durch Trennung dieser Seitenwand, sondern durch Zerreißen der zarten Innen- und Außenwand einer oder beider Deckzellen. Im übrigen ist die Mechanik des Entleerungsvorganges dieselbe wie bei den Rutaceen. Die Funktion der stark turgeszierenden Drüsenwand wird hier von

den persistierenden Sekretzellen übernommen, die auf den Drüseninhalt einen beträchtlichen Druck ausüben. Die Steigerung dieses Druckes beim Biegen des Blattes führt dann zur Entleerung der Drüse. — Nach Porsch sind auch die in den Kronblättern von Boronia megastigma vorkommenden inneren Drüsen mit einem dem Rutaceentypus entsprechenden Entleerungsapparate versehen.

Es wurde bereits erwähnt, daß die inneren Drüsen nicht selten von eigenen Hüllen umgeben sind; ihre Funktion ist nicht immer dieselbe. Bei lysigenen Drüsen dienen sie zunächst zur Abgrenzung des Drüseninhaltes gegen das umgebende Gewebe. Bei schizogenen Drüsen, wo diese Abgrenzung schon von der lückenlosen Schicht der Sekretzellen besorgt wird, haben sie wohl hauptsächlich eine mechanische Bedeutung. Ihre besondere Aufgabe bei der Entleerung der Rutaceendrüsen wurde schon oben besprochen. Solche Hüllen können auf sehr verschiedene Weise zustande kommen: 1. durch Verdickung der an das Nachbargewebe grenzenden Wände der Sekretzellen (kleinere Drüsen von Myrtus ceylonica, Fig. 214 *B*); 2. durch eine unregelmäßige Schicht von zusammengepreßten Zellen des Nachbargewebes, deren Wandungen unverdickt sind und deren Inhalte sich von jenen der unveränderten Nachbarzellen nicht unterscheiden (Eugenia australis, Eucalyptus cornuta, nach Höhnel); 3. durch eine lückenlose, regelmäßig gebaute Schicht von abgeplatteten Zellen, deren Wandungen etwas verdickt und deren Inhalte farblos sind (Hypericum perforatum). — Bisweilen kommen auch Kombinationen der eben geschilderten Einzelfälle vor; so vereinigen sich z. B. bei den größeren Drüsen im Blatte von Myrtus ceylonica die unter 1. und 2. genannten Fälle.

Was die Beschaffenheit der ausgeschiedenen Sekrete betrifft, so handelt es sich in den meisten Fällen um ätherische Öle und Harze. — Betreffs der ökologischen Aufgaben der inneren Drüsen gilt dasselbe, was oben von den äußeren Drüsen gesagt wurde, sofern die ausgeschiedenen Sekrete ähnlich sind. Die Entleerungsapparate der Rutaceen- und Myrtaceendrüsen sind wohl als eine Schutzeinrichtung gegen größere Tiere aufzufassen, die von ihren Angriffen abgeschreckt werden, wenn ihnen schon bei unsanfter Berührung der betreffenden Pflanze ein vorher nicht bemerkbarer, intensiver Geruch entgegenschlägt. Die gleiche Art des Schutzes ist ja bekanntlich auch im Tierreich außerordentlich verbreitet.

E. Die gangförmigen Sekretionsorgane[20]).

(Öl-, Harz-, Schleim- und Gummigänge.)

Von den inneren Drüsen unterscheiden sich die gangförmigen Sekretionsorgane bloß durch ihre langgestreckte Gestalt, infolge deren sie, gleich den Milchröhren, oft ganze Organe und Organsysteme durchziehen. Daß diese Längsstreckung tatsächlich der einzige Unterschied ist, der die in Rede stehenden Organe von den inneren Drüsen trennt, geht unter anderem daraus hervor, daß die in den nadelförmigen Pinus- und Abiesblättern auftretenden Harzgänge in den schuppenförmigen Blättern von Thuja und Biota durch rundliche Drüsen ersetzt werden. Auch gibt es zwischen beiden Formen Übergänge. Von den ungefähr 1 mm langen Sekretionsorganen in dem Blatte von Gingko biloba kann

es beispielsweise fraglich erscheinen, ob man sie als längliche Drüsen oder als kurze Gänge auffassen soll.

Wir finden demnach bei den gangförmigen Sekretionsorganen alle Teile wieder, die wir bereits an den inneren Drüsen kennen lernten. Dem Drüsenraum entspricht ein schizogen, lysigen oder schizolysigen entstandener Sekretgang, der im ersteren Falle von einer scharf differenzierten Schicht sezernierender Zellen ausgekleidet wird, und in zahlreichen Fällen ist, wie bei den Drüsen, eine besondere Hülle vorhanden, die hier als Schutzscheide im weiteren Sinn des Wortes bezeichnet werden darf.

Die Sekretzellen der gangartigen Sekretionsorgane sind gewöhnlich in der Richtung des Ganges gestreckt; selten (Blätter der Cycadeen) erfolgt die Streckung in der Querrichtung; die relative Größe der Sekretzellen auf dem Querschnitt des Ganges ist je nach der Art des Nachbargewebes verschieden. Verläuft der Gang im Mesophyll des Blattes, wie bei Pinus, Abies und anderen Coniferen, oder im Rindenparenchym, so sind die Sekretzellen als relativ klein zu bezeichnen; durchzieht dagegen der Gang das Leptom eines Gefäßbündels, so zeichnen sich die sezernierenden Zellen durch relative Weite aus. Ihre Wände sind meist zart und gegen den Gang zu vorgewölbt; in den Schleimgängen der Marattiaceen bilden die vorgetriebenen Innenwände konische Papillen, in den Lycopodienblättern keulenförmige Auswüchse. In alten Gängen können die Sekretzellen sogar nach Art der Thyllen auswachsen und das Lumen des Ganges verstopfen. Gewöhnlich treten die Sekretzellen wie bei den inneren Drüsen in einfacher Lage auf; diese wird aber in einigen Fällen (wie bei Hedera helix, bei Philodendron) durch frühzeitig auftretende tangentiale Teilungen in zwei oder mehr Schichten zerlegt.

Die von den Sekretzellen ausgeschiedenen Stoffe sind sehr verschiedenartig. Bei den Lycopodien, den Marattiaceen, den Cycadeen, den Canna- und Opuntiaarten und einigen Araliaceen werden schleimige und gummiartige Substanzen sezerniert; bei den Coniferen, Alismaceen, einigen Butomeen und Aroideen, den tubifloren Compositen, den Umbelliferen, Araliaceen u. a. bestehen die Sekrete aus ätherischen Ölen, Harzen und milchsaftähnlichen Gummiharzemulsionen. Bezüglich des Sekretionsvorganges gilt das gleiche wie für die inneren Drüsen. Auch hier kehrt die Kontroverse wieder, ob das Sekret im Lumen der Sekretzellen, oder in ihrer Wand, in einer »resinogenen Schicht«, gebildet wird.

Die gangförmigen Sekretionsorgane sind nicht selten mit mechanischen Scheiden versehen, die man ungezwungen als Schutzscheiden bezeichnen kann. Besonders schön sind sie in Pinusblättern und Philodendronwurzeln ausgebildet. Bei Pinus excelsa sind die Scheidenzellen tangential abgeplattet und mit sehr schwach verdickten Wandungen versehen. Bei Pinus Cembra fehlt bereits die tangentiale Abplattung. Die Wandungen sind ringsum verdickt, und die Länge der Zellen übertrifft um das 6—8fache ihren Breitendurchmesser; auch zeigt sich schon hier und da die Neigung zu dachförmiger Zuschärfung der Zellen. Bei Pinus Laricio, silvestris (Fig. 216 *A*), Strobus besitzen die Scheidenzellen bereits den Charakter von spezifisch mechanischen Zellen; ihre Wandungen sind sehr stark verdickt, die Zellenden meist beträchtlich zugeschärft. Stellenweise treten Verdoppelungen der Scheidenzellen ein. Eine weitere Annäherung an den Bau der Gefäßbündelschutzscheiden besteht in dem Vorhanden-

sein einzelner oder Längsreihen bildender Durchlaßzellen, die sofort durch die nur schwach verdickten Wände auffallen. Da den Sekretzellen das plastische Rohmaterial zur Bildung des Harzes selbstverständlich von dem angrenzenden Chlorophyllparenchym her zugeführt werden muß, so ist das Vorhandensein solcher Durchlaßzellen in der stark verdickten Scheide des Ganges sehr begreiflich. Übrigens scheint in älteren Blättern nach dem Absterben der Sekretzellen eine beträchtliche Verdickung der Durchlaßzellen einzutreten. — Solche dickwandige, oft mehrschichtige Schutzscheiden weisen außer den Harzgängen

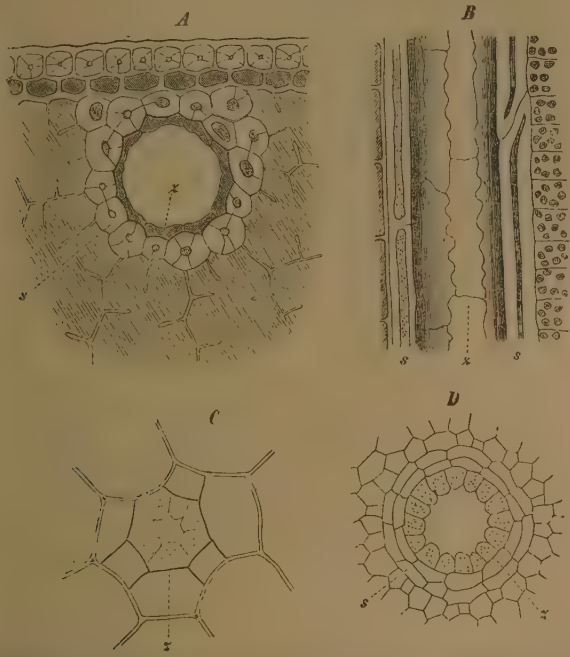


Fig. 216. *A* Harzgang im Blatte von Pinus silvestris (Querschnitt); *B* desgleichen (radialer Längsschnitt); *s* Schutzscheide, *z* Sekretzellen. *C* Ölgang im Mark des Stengels von Heracleum Spondylium im Querschnitt; *z* Sekretzellen. *D* Harzgang im primären Leptom des Zweiges von Rhus Cotinus; *s* Schutzscheide, *z* Sekretzellen.

in den Blättern verschiedener Pinusarten auch die Sekretkanäle in den Wurzeln der Philodendren auf. Eine doppelte Lage dünnwandiger, plattgedrückter Scheidenzellen umgibt die das primäre Leptom von Rhus Cotinus durchziehenden Ölgänge (Fig. 216 *D*).

Gehen wir nun zur Anordnung und zum Verlauf der gangförmigen Sekretionsorgane über. In den einfachsten Fällen durchzieht der an beiden Enden blinde Sekretgang der Länge nach das betreffende Pflanzenorgan. So z. B. in den nadelförmigen Blättern von Pinus silvestris, montana, Cembra und wahrscheinlich auch noch bei anderen Abietineen. In den Nadeln von Pinus silvestris tritt eine wechselnde Anzahl subepidermaler Harzgänge auf: 2 laterale und 2 bis 20 akzessorische auf Ober- und Unterseite der Nadel. Die beiden ersteren

reichen am weitesten gegen die Blattbasis hinab; in einer Entfernung von 2,5 m von der Basis sind, abgesehen von der Schutzscheide, nur mehr 3—4 lückenlos aneinanderschließende Sekretzellen vorhanden; 0,5 mm über der Basis sind auch die Sekretzellen verschwunden, und an Stelle der Harzgänge beobachtet man zwei scharf differenzierte Bastbündel, die aus der Vereinigung der dickwandigen Scheidenzellen entstanden sind. In gleicher Weise enden die akzessorischen Gänge. — Neben diesem Typus der Endigung, der sich dadurch kennzeichnet, daß die Sekretzellen ohne Strukturänderung wegbleiben, und die mechanischen Zellen der Scheide sich zu einem geschlossenen Strang vereinigen, kommt bei Pinus- und Cedrusarten nach Cl. Zollikofer noch ein zweiter Typus vor, bei dem die Sekretzellen durch allmähliche Verdickung und Geradestreckung der vorher gewellten Längswände in rein mechanische Zellen übergehen; diese bilden dann mit den Scheidenzellen das zuletzt allein vorhandene Bastbündel. — Bei Juniperus communis tritt auf der Unterseite des Blattes ein medianer Gang auf, der nahe der Blattinsertion blind endigt. Ebenso besitzen die weitlumigen Gänge, die in den drei Kanten jedes Zweiginternodiums verlaufen, oben und unten blinde Endigungen[21]).

In der Mehrzahl der Fälle durchziehen die Sekretgänge die ganze Pflanze und bilden so ein verzweigtes und anastomosierendes Röhrensystem. Dasselbe breitet sich namentlich in den parenchymatischen Gewebearten aus, doch enthalten nicht selten auch die Gefäßbündel sekretführende Gänge. So kommen z. B. die Schleimgänge der Marattiaceen und der Cycadeen, die Harzgänge der Coniferen, die Ölgänge der tubifloren Compositen und der Umbelliferen hauptsächlich im Parenchym der Rinde und im Mark der Stämme, bzw. der Stengel und Zweige vor. Der Leptomteil der Gefäßbündel enthält bei einigen Araucarien, bei verschiedenen Clusiaceen und den Anacardiaceen (Rhus Cotinus, suaveolens, glauca usw.) Sekretgänge. Im Hadromteil der primären Stammbündel finden sich solche bei Pinus, Larix und einigen anderen Coniferen. Viel häufiger aber macht sich zwischen dem Verlauf der Gefäßbündel und dem der Sekretgänge in der Art eine Beziehung geltend, daß die letzteren in meist bestimmter Lagerung die leitenden Stränge begleiten. So steht z. B. in den Stengeln der Umbelliferen vor jedem Gefäßbündel (oder doch vor jedem stärkeren) ein im Rindenparenchym verlaufender Ölgang. Bei Achillea millefolium, Cirsium arvense, Tanacetum vulgare und anderen Compositen liegt je ein Gang neben dem Leptomteile jedes Hauptblattspurstranges; bei Solidago limonifolia liegt ein Gang vor dem Leptom-, ein anderer vor dem Hadromteile des Blattspurstranges; und bei Helianthus annuus liegt sogar je eine Bogenreihe von Gängen an der Außen- und Innenseite jedes Bündels.

Fragen wir schließlich nach der physiologischen und ökologischen Bedeutung der gangförmigen Sekretionsorgane, so wird man zunächst im Hinblick auf die Tatsache, daß die Sekretgänge so häufig als Begleiter von Gefäßbündeln, namentlich von Leptomsträngen auftreten, zu der Vermutung gedrängt, daß die Sekretgänge zur Ausscheidung jener nutzlosen Endprodukte des Stoffwechsels bestimmt seien, die den Gefäßbündeln, vor allem den Leptomsträngen von den in lebhafter Vegetation befindlichen Organen und Geweben zugeführt werden. Die chemische Beschaffenheit der in den Sekretgängen enthaltenen Verbindungen spricht allerdings nicht zugunsten dieser Ansicht.

Der Grund für das so häufige Zusammentreten von Gefäßbündeln, bzw. Leptomsträngen und Sekretgängen dürfte demnach, wie Stahl und Kniep annehmen, auf ökologischem Gebiete liegen. Da die Sekretgänge häufig Substanzen enthalten, die, abgesehen von ihrer Bedeutung als Endprodukte des Stoffwechsels, auch als »chemische Schutzmittel« gegen die Angriffe von Tieren dienen, so werden kleinere, in das Innere der Organe eingedrungene Feinde von der Durchschneidung der für das Leben der Pflanze so wichtigen Stoffleitungsbahnen mehr oder minder wirksam abgehalten werden, wenn sich die letzteren mit einem Wall von Sekretgängen (und Exkretbehältern) umgeben.

Bei manchen Holzgewächsen dürfte den im Rindenparenchym und eventuell auch im Holzkörper der Stammorgane vorkommenden Harz- und Balsamgängen die Aufgabe zufallen, bei etwaigen Verletzungen des Stammes die Wundstellen durch das reichlich ausgeschiedene Sekret luftdicht abzuschließen und auf diese Weise den Stamm vor Verwesung und Fäulnis, bzw. den Angriffen von Schmarotzerpilzen zu schützen. Wenn man beobachtet, welch große Wundflächen bei den zum Zwecke der Harzgewinnung angeschnittenen Coniferenstämmen von dem Sekret überrieselt werden, und wie regelmäßig in der Folge die Heilung der Wunden vor sich geht, so liegt die eben ausgesprochene Vermutung sehr nahe. Bei Liquidambar orientalis und styraciflua ist sogar das Auftreten von Balsamgängen im Jungholz nach J. Moeller die unmittelbare Folge von mechanischen Verletzungen des Stammes.

III. Die Exkretbehälter.

Das unterscheidende Merkmal der Exkretbehälter gegenüber den Sekretionsorganen besteht, wie schon oben (S. 454) betont worden ist, darin, daß erstere die in ihnen erzeugten Endprodukte des Stoffwechsels nicht ausscheiden, sondern dauernd in ihrem Lumen aufspeichern. Ein Austritt der Exkrete erfolgt bloß nach mechanischen Verletzungen der Pflanze, und darauf beruht eben ihre so häufige Funktion als Schutzmittel gegen die Angriffe tierischer Feinde.

1. Harz- und Ölbehälter[22]) kommen vereinzelt oder gruppenweise, seltener zu Reihen angeordnet, in den Parenchymgeweben der Zingiberaceen, Piperaceen, Laurineen, Magnoliaceen, Aristolochien, Canellaceen und mancher Euphorbiaceen vor; sie finden sich ferner bei den Gattungen Acorus, Aloe, Rheum, Lysimachia u. a. Meist sind diese Behälter von isodiametrischer, rundlicher Form und beträchtlicher Größe. Der Inhalt besteht ausschließlich oder doch hauptsächlich aus dem häufig tingierten Exkret, das z. B. bei verschiedenen Zingiberaceen, Piperaceen, Acorus Calamus in Form eines farblosen bis hellgelben ätherischen Öls auftritt; in den die Gefäßbündel begleitenden Schlauchreihen verschiedener Aloearten besteht es aus einem dunkel gefärbten, bisweilen auch farblosen »Saft«, in dem häufig kleine Harztröpfchen suspendiert sind; in den »Chrysophanbehältern« der Rhabarberwurzel erscheint es entweder als homogener orangegelber Saft, oder in Form von mennigroten Tropfen in farbloser Flüssigkeit. Hin und wieder besitzen die Harz- und Ölbehälter auch noch im ausgebildeten Zustand ihren Plasmaschlauch und Zellkern (Aloe, Acorus, nach Johow). Was endlich die Wandungen betrifft, so sind diese stets glatt und

dünn und nach den Untersuchungen von Zacharias in zahlreichen Fällen verkorkt, beziehungsweise mit einer Suberinlamelle versehen. —

Der Ablagerungsort des Sekretes ist in manchen Fällen sicher das Lumen der Zelle. Andererseits hat schon Berthold beobachtet, daß bei Pflanzen aus verschiedenen Familien (Peperomia magnoliaefolia, Asarum europaeum, Aristolochia Clematitis, Canella alba, Laurus nobilis, Magnoliaarten) der Öltropfen in einer beutelförmigen Aussackung der Zellmembran enthalten ist, die in das Lumen der Zelle hineinragt. Der Stiel dieses Beutels ist cutinisiert und bleibt nach Zusatz von Schwefelsäure in Gestalt eines Näpfchens erhalten, während die zarte Membran des Beutels gelöst wird. Ich selbst habe die Entwickelungs-

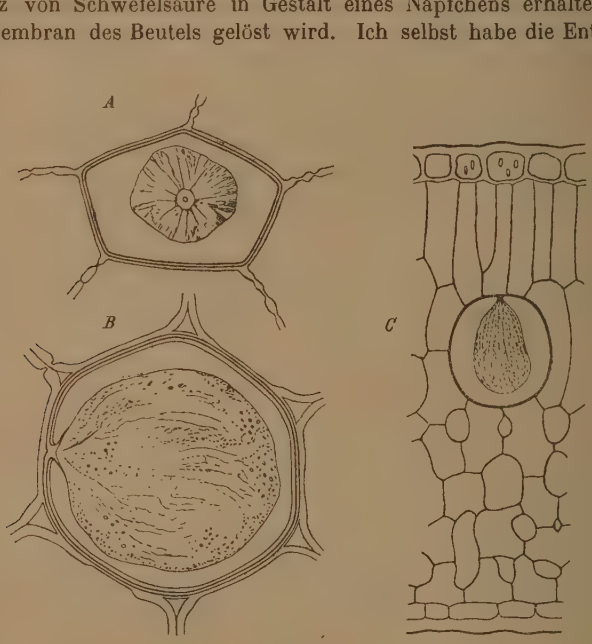


Fig. 217. *A* epidermaler Ölbehälter einer Rhizomschuppe von Asarum europaeum, Oberflächenansicht. *B* Ölbehälter im Grundparenchym des Rhizoms von Asarum europaeum. *C* Querschnitt durch ein Laubblatt von Laurus nobilis mit einem Ölbehälter. In allen drei Präparaten war das Öl durch Alkohol entfernt worden.

geschichte dieser Organe nicht näher verfolgt und mich auf die Beobachtung des ausgebildeten Zustandes der Ölzellen von Laurus nobilis und Asarum europaeum beschränkt. Meine Befunde bestätigen vollinhaltlich die Angaben Bertholds. Im Rhizom von Asarum europaeum kann man auf dünnen Querschnitten nach Auflösung des ätherischen Öls durch Alkohol bei genügend starker Vergrößerung sehr deutlich das wandständige, stark cutinisierte Näpfchen sehen, das einerseits in die Suberinlamelle der Zellwand übergeht, andererseits an seinem Rande die äußerst dünnwandige Blase trägt, in deren Innerem sich der Öltropfen befand (Fig. 217 *B*). Die Blase ist jetzt kollabiert, gefältelt und zeigt ein feinkörniges Aussehen. Um eine Oberflächenansicht zu erhalten, untersucht man am besten die äußere (untere) Epidermis der Niederblätter des

Rhizoms, in der sich zahlreiche Ölzellen befinden (Fig. 217 *A*). In der Mitte der Außenwand sieht man ausnahmslos das Näpfchen in der Flächenansicht: ein enger, scharf umschriebener Kreis, der einem winzig kleinen Tüpfel ähnelt, wird von einem gleichfalls kreisförmigen Hof umgeben, der Wand des Näpfchens. Vom Rande dieses Hofes strahlen häufig Fältchen aus, die in der Wand der Blase auftreten, wenn durch Alkohol das Öl entfernt wurde. Die Ölzellen im Laubblatte von Laurus nobilis sind ebenso gebaut; nur ist das kurzgestielte Näpfchen, woran die Blase mit dem Öl sitzt, von ganz besonderer Kleinheit (Fig. 217 *C*). Ob die von Hildebrand entdeckten, von Fellerer näher untersuchten cystolithenähnlichen Gebilde verschiedener Begoniaceen (Cystotylen, Resinocysten, Cystosphären), die paarweise in zwei benachbarten Zellen auftreten und halbkugeligen Membranverdickungen gleichen, an dieser Stelle zu erwähnen sind, bleibt näher zu untersuchen.

Die Entwickelungsgeschichte dieser der Zellwand aufsitzenden Ölbeutel wurde in meinem Institute von Rud. Müller an den Laubblättern von Aristolochia brasiliensis genauer untersucht. Es hat sich dabei das überraschende Resultat ergeben, daß das Näpfchen mit der Blasenwand nicht als lokale Wandverdickung angelegt wird, wie Berthold meinte. Der Vorgang ist vielmehr im wesentlichen der, daß nach Verschmelzung der im Cytoplasma aufgetretenen kleineren Ölvakuolen die so entstandene große Vakuole sich mit einem konischen Fortsatz der Zellwand anlegt. Die plasmatische Vakuolenwand wandelt sich dann, indem sie mit der Zellwand verschmilzt, in die Wand des Näpfchens und der Blase um. Es handelt sich also um nichts anderes, als um eine im Zellplasma entstandene und dann mit der Zellwand streng lokal in Verbindung getretene Ölvakuole. Welche Bedeutung diese Fixierung hat, bleibt dahingestellt.

2. Gerbstoffbehälter[23]). Schon bei früherer Gelegenheit wurde erwähnt, daß die Gerbstoffe, Gerbsäuren, neben ihrer noch hypothetischen Bedeutung als plastische Baustoffe in vielen Fällen jedenfalls Endprodukte des Stoffwechsels vorstellen. Sie werden gewöhnlich in langen Schlauchreihen abgelagert, die häufig die Gefäßbündel begleiten. Solche Gerbstoffschläuche finden sich im Parenchym des Stammes und des Blattstiels vieler Farne; ferner bei den Aroideen und Musaceen als Begleiter der Gefäßbündel, bei Phaseolus multiflorus und anderen Leguminosen im Leptom der primären Gefäßbündel des Stengels und der Blätter, bei letzterer Leguminose auch im Mark dicht vor den Gefäßbündeln. Die merkwürdigsten Gerbstoffbehälter weist aber die Gattung Sambucus auf, deren Zweige im Parenchym der Rinde und des Markes außerordentlich langgestreckte und auch weite Schläuche besitzen; ein erwachsener Schlauch ist nach Dippel bei einer Weite von 0,025—0,164 mm meist über 18—20 mm lang; nach de Bary ist es aber wahrscheinlich, daß die einzelnen Schläuche selbst die Länge eines ganzen Stengelinternodiums erreichen können, die bis 20 cm und darüber beträgt. Jeder Schlauch repräsentiert eine einzige, langgestreckte, spindelförmige Zelle. — Den Gerbstoffbehältern sind auch jene schlauchförmig gestreckten, gerbstoffreichen Zellen anzureihen, die Engler in der Epidermis von Saxifraga Cymbalaria und ihren nächsten Verwandten, sowie von Sedum spurium entdeckt hat. Die gewöhnlichen Epidermiszellen sind von isodiametrischer Form mit gewellten Seitenwandungen, so daß die zwischen

ihnen zerstreut oder reihenweise auftretenden Gerbstoffschläuche in hohem Grad auffallen.

Auf die biologische Bedeutung der Gerbsäuren als Schutzmittel gegen Tierfraß, speziell gegen Schnecken, hat Stahl aufmerksam gemacht, während G. Kraus u. a. ihre antiseptischen Wirkungen betont haben.

3. Fermentbehälter[24]). Bei den Cruciferen, Capparideen, Tropaeoleen, Resedaceen und Limnantheen kommen die ätherischen Öle, die den Vegetationsorganen dieser Pflanzen beim Zerschneiden und Zerreiben den charakteristischen Geruch und scharfen Geschmack verleihen, nicht vorgebildet in den betreffenden Pflanzenteilen vor, sondern sie entstehen erst nach mechanischen Verletzungen infolge der Einwirkung eines Fermentes, des Myrosins, auf einen glukosidartigen Körper, das myronsaure Kali, das dabei in Allylensenföl (oder ein verwandtes ätherisches Öl), Glukose und Kaliumsulfat gespalten wird. In den intakten Pflanzen tritt das Myrosin und das myronsaure Kali nach den Untersuchungen Guignards getrennt auf, das erstere in eigens differenzierten Fermentbehältern von verschiedenartiger, oft schlauchförmiger Gestalt, die von Heinricher zuerst bei den Cruciferen und Capparideen entdeckt und von ihm den mikrochemischen Reaktionen ihres Inhaltes zufolge als »Eiweißschläuche« bezeichnet wurden. Ihr Myrosingehalt ist erst von Guignard nachgewiesen worden. Nach Erhitzung mit konzentrierter Salzsäure, die auf 1 ccm einen Tropfen einer 10prozentigen wässerigen Orcinlösung enthält, zeigt die eintretende Violettfärbung den Fermentgehalt der betreffenden Elemente an. Ob die im frischen Zustande wasserhelle, beim Kochen koagulierende Vakuolenflüssigkeit der Fermentbehälter bloß gelöstes Myrosin enthält, oder ob sich daneben noch echte Proteinstoffe in Lösung befinden, ist vorläufig noch unentschieden. Heinricher nimmt wohl mit Recht letzteres an.

Die Verbreitung der Myrosinbehälter in den Vegetationsorganen der betreffenden Pflanzen ist eine sehr mannigfaltige. Bei den Cruciferen kommen sie nach den eingehenden Untersuchungen Heinrichers als Idioblasten in fast allen Organen und Geweben vor, z. B. bei Crambe cordifolia; bei anderen Arten schließen sie sich hauptsächlich den Gefäßbündeln, speziell den Leptomsträngen an; bei Moricandia arvensis treten sie in Blatt und Stengel ausschließlich subepidermal auf. In den übrigen Familien ist ihre Verteilung nach Guignard eine ähnliche; vorwiegend kommen sie aber in der Wurzel- und Stengelrinde vor.

Auch noch ein anderes Ferment, das Emulsin, welches das z. B. in bitteren Mandeln enthaltene Glukosid Amygdalin in Blausäure, Bittermandelöl und Zucker spaltet, ist bisweilen in eigens differenzierten Fermentbehältern enthalten. Bei Prunus Laurocerasus sind nach Guignard außer der Endodermis auch noch einzelne Zellen des Perycikel emulsinhaltig, die entweder isoliert liegen oder mit der Endodermis in Verbindung stehen.

Daß giftige oder scharfschmeckende Substanzen durch das Eingreifen besonderer Fermente erst in dem Moment entstehen, wo die Pflanze mechanisch beschädigt wird, weist deutlich darauf hin, daß hier eine Schutzeinrichtung gegen Tierfraß vorliegt. Schon Nägeli hat darauf aufmerksam gemacht. Auch die im allgemeinen periphere Lage der Fermentbehälter, ihr häufiger Anschluß an die Gefäßbündel steht mit dieser Funktion im Einklang.

4. Kristallbehälter[25]). Die in den Pflanzengeweben vorkommenden echten Kristalle bestehen in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle aus oxalsaurem Kalk (Kalkoxalat). Als Inhaltsbestandteile von mehr untergeordneter Bedeutung können solche Kristalle in den Zellen der verschiedenartigsten Gewebesysteme auftreten. In bestimmten Zellen sind sie aber charakteristische Inhaltsbestandteile und erfüllen die Zellumina oft fast vollständig. Derartige Zellen werden als Kristallbehälter oder Kristallschläuche bezeichnet.

Der oxalsaure Kalk kristallisiert teils im monosymmetrischen (monoklinen, klinorhombischen), teils im tetragonalen (quadratischen) System. Die Art und Weise, wie die betreffenden Kristallformen zur Ausbildung kommen, ist eine

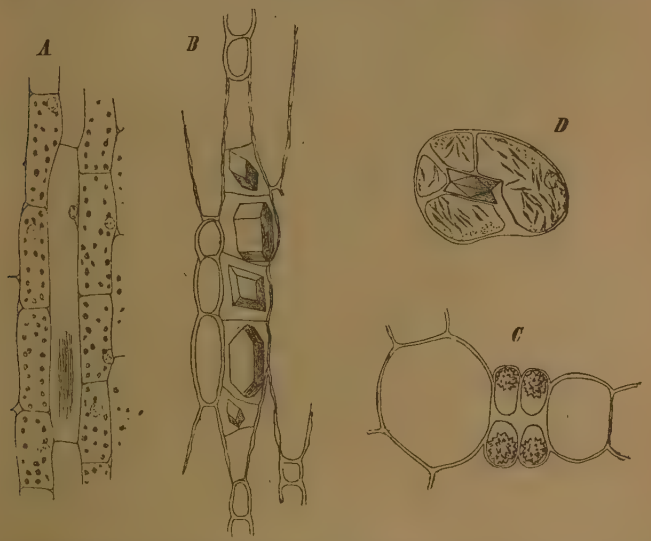


Fig. 218. *A* Raphidenschläuche im Rindenparenchym des Stengels von Tradescantia zebrina. *B* Kristallfaser aus der sekundären Rinde von Aesculus Hippocastanum (Tangentialschnittsansicht). *C* Kalkoxalatdrusen im lamellösen Parenchym des Blattstieles von Trapa natans. *D* Zelle aus dem Fruchtfleisch von Rosa sp. mit einem zwischen Zellstoffbalken suspendierten Zwillingskristall.

sehr verschiedene; es lassen sich in dieser Hinsicht folgende Hauptfälle unterscheiden:

a) Einzelkristalle in Form von Quadratoktaedern, wenn sie dem tetragonalen, in Form von Hendyoedern, wenn sie dem monosymmetrischen System angehören. Außerdem gibt es noch zahlreiche abgeleitete Formen, Kantenabstumpfungen und Zwillingsbildungen. Von diesen größeren, wohlausgebildeten Kristallen tritt gewöhnlich nur je einer in einer Zelle auf. So z. B. in den Blättern der Irideen, Pontederiaceen, in der Stammrinde der Pomaceen, Acerarten, von Robinia Pseudacacia, Ulmus campestris, Aesculus Hippocastanum (Fig. 218 *B*) usw. Sehr schöne Zwillinge findet man in der zweiten Zellschicht der Samenschale von Phaseolus vulgaris.

b) Kristallsand, bestehend aus überaus zahlreichen, sehr kleinen Kristallen, an denen man bei sehr starker Vergrößerung zur Not noch Ecken und

Kanten wahrnehmen kann. Er findet sich z. B. in den Lauborganen vieler Solaneen, in der primären Stammrinde der Cupressineen, von Sambucus, Cinchona, Liriodendron usw.

c) Raphiden, d. h. lange, nadelförmige Kristalle, die meist in größerer Anzahl parallel nebeneinandergelagert sind und so ein dichtes Bündel bilden. Gewöhnlich sind die Nadeln eines Bündels gleich lang. Solche Raphidenbündel sind namentlich in den Lauborganen zahlreicher Monokotylen sehr häufig, so bei den Liliaceen, Orchideen, Commelineen (Fig. 218 *A*), Musaceen usw. Unter den Dikotylen sind hier die Gattungen Galium, Impatiens, Vitis, Phytolacca u. a. zu nennen.

d) Drusen in Form von rundlichen, morgensternähnlichen Kristallaggregaten (Fig. 218 *C*). Fast immer treten sie in den betreffenden Zellen einzeln auf. Ihr Vorkommen ist ein überaus häufiges; beispielshalber seien hier bloß die Chenopodiaceen, Caryophylleen, Cacteen, Araliaceen, Malvaceen, Tiliaceen genannt.

e) Sphärokristalle (Sphärite) aus Kalkoxalat kommen im ganzen nur selten vor; so im Mark der Zweige von Terminalia Bellerica und paniculata nach Höhnel, bei verschiedenen Cacteen nach Möbius und in den Samenschalen einiger Caryophyllaceen (Elisanthe noctiflora und Silene cucubalus) nach Hegelmaier.

Bei nicht wenigen Pflanzen treten die hier aufgezählten Erscheinungsformen des oxalsauren Kalkes kombiniert auf. So fand z. B. Sanio in der sekundären Rinde von Quercus pedunculata, Celtis australis, Morus alba, Fagus silvatica u. a. sowohl Einzelkristalle wie Drusen. Bei Betula verrucosa und Alnus glutinosa kommt außerdem noch Kristallsand vor. — Auf Grund zahlreicher Beobachtungen an Baumrinden spricht J. Möller den Satz aus, daß Kristalldrusen, Sand und Raphiden ausnahmslos in dünnwandigen, wohlausgebildete Einzelkristalle vorwiegend in sklerotischen Zellen oder in unmittelbarer Nachbarschaft solcher vorkommen. Möller führt diese Erscheinung auf eine Beschleunigung, bzw. Verlangsamung der osmotischen Vorgänge zurück. Es ist übrigens selbstverständlich, daß die Dick- oder Dünnwandigkeit der Zellen nur einer von den verschiedenen Faktoren ist, von denen die Verlangsamung oder Beschleunigung der Diosmose, beziehungsweise der Kristallisation, abhängt. Als ein weit allgemeineres Moment wird sich hierbei die größere oder geringere Energie des Stoffwechsels geltend machen, und in der Tat findet man, wie auch Möller hervorhebt, in der primären Rinde der lebhaft wachsenden, jungen Internodien zahlreicher Holzgewächse meist Drusen vor, während späterhin nach Bildung des Periderms und der sekundären Rinde die Einzelkristalle vorwiegen. Von diesem Gesichtspunkt aus dürfte es auch verständlich sein, weshalb bei der Entleerung der Blätter im Herbst, die ja mit lebhaften Stoffwechselprozessen verbunden ist, stets Drusen gebildet werden. Neben derartigen ernährungsphysiologischen Einflüssen wird aber zweifellos in zahlreichen Fällen die spezifische Konstitution des Plasmas der betreffenden Kristallbehälter für die Ausbildungsweise der Kalkoxalatkristalle — ob als Einzelkristalle, als Raphidenbündel usw. — entscheidend sein; freilich ist uns eine Einsicht in die Mechanik dieser Beeinflussung vollständig verschlossen.

Die Form der Kristallbehälter ist sehr verschieden und steht in manchen

Fällen zur Form der Kristalleinschlüsse in wenn auch nur indirekter Beziehung. Den rundlichen Drusen entspricht eine isodiametrische Form der Behälter, den Raphidenbündeln eine gestreckte, schlauchförmige Gestalt derselben. Am auffallendsten ist diese Beziehung bei den gestreckten Kristallbehältern mancher Monokotylen (Pontederiaceen u. a.), deren Wandungen sich den spießförmigen Kristalleinschlüssen oft allseits anschmiegen. An eine passive Dehnung der Membran seitens des wachsenden Kristalls ist nach Rothert nicht zu denken. Die Korrelation zwischen Zell- und Kristallform, beziehungsweise zwischen Wand- und Kristallwachstum kann nur durch den lebenden Protoplasten des Kristallbehälters vermittelt werden.

In ihrer Jugend enthalten natürlich alle Kristallbehälter lebendes Protoplasma. Die Raphidenschläuche zahlreicher Monokotylen und Dikotylen besitzen solches (samt Zellkern) nach Johow und Fuchs auch im ausgewachsenen Zustande. Häufiger aber sind die Kristallbehälter schließlich tote Zellen, die, abgesehen von den Kristallen, nur sehr unansehnliche Inhaltsreste besitzen. Die Einzelkristalle und Kristalldrusen sind bei vielen Pflanzen von einer dichtanliegenden, zuweilen verkorkten oder verholzten Zellulosehaut umschlossen, die an einer oder mehreren Stellen mit der Wand des Behälters verwachsen ist (Blatt von Citrus). Der Kristall erscheint so manchmal an Zellulosebalken im Lumen des Behälters aufgehängt (»Rosanoffsche Drusen«; Mark von Kerria japonica, Ricinus communis, Blattstiele von Aroideen u. v. a.). Auch die einzelnen Raphiden sind von dünnen Scheiden eingehüllt, die anfänglich plasmatischer Natur sind, später aber aus einer sehr widerstandsfähigen Substanz bestehen, deren chemische Beschaffenheit noch fraglich ist. Das ganze Raphidenbündel ist überdies noch in eine Schleimmasse eingebettet, die im Innern einer großen Vakuole auftritt und in Wasser rasch verquillt. — Was schließlich die Wandungen der Kristallbehälter anlangt, so sind sie, wie Zacharias und Rothert gezeigt haben, nicht selten verkorkt; einer äußeren unverkorkten Hautlamelle legt sich innen eine Suberinlamelle an.

Für die Anordnung der Kristallbehälter sind verschiedene Momente maßgebend. Am häufigsten treten sie, wie andere Exkretbehälter, in den parenchymatischen Gewebearten des Leitungssystems auf, in der primären und sekundären Rinde, im Mark, im Parenchym der Blattnerven, wie überhaupt in der Nähe der Gefäßbündel und speziell des Leptoms. Andererseits suchen die Kristallschläuche mit Vorliebe die unmittelbare Nachbarschaft von mechanischen Zellen und Strängen auf, eine Anordnung, deren Vorteil zweifelsohne darin besteht, daß bei dem vollständig aufgehobenen Stoffverkehr zwischen Bast und angrenzendem Leitparenchym die Anwesenheit selbst zahlreicher Kristallbehälter an der Grenze der beiden genannten Gewebesysteme in keiner Hinsicht stört. Selten findet man typische Kristallbehälter in der Epidermis, obwohl ja Einzelkristalle oder Drusen aus Kalkoxalat darin nicht selten sind. Am Fruchtknoten von Cocos nucifera hat Möbius Schuppenhaare beobachtet, deren große Randzellen Raphidenbündel enthalten. Gewöhnlich treten die Kristallschläuche vereinzelt oder in Reihen auf. Letzteres gilt namentlich für die Raphidenschläuche der Commelinaceen, Amaryllideen und mancher Liliaceen. In der sekundären Rinde vieler Holzgewächse kommt die Reihenbildung dadurch zustande, daß je eine Cambiumzelle durch Querwände in eine Anzahl von Kammern zerlegt wird,

von denen jede einen Einzelkristall oder eine Druse enthält. Solche »Kristallfasern«, wie sie Hartig genannt hat, können aus einigen wenigen, aber auch aus 20—30 Kammern bestehen (Fig. 218 *B*).

In der Mehrzahl der Fälle hat der in den Kristallbehältern abgelagerte oxalsaure Kalk die physiologische Bedeutung eines Exkretes. Die durch gewisse Stoffwechselprozesse (Eiweißbildung) entstandene Oxalsäure, die für die Pflanze giftig ist, wird in ihrer Verbindung mit Kalk als schwerlösliches Kalkoxalat unschädlich. In manchen Fällen werden aber die Kalkoxalatkristalle, wie de Vries, Tschirch, Schimper u. a. gezeigt haben, wieder aufgelöst und neuerdings in den Stoffwechsel einbezogen. Namentlich tritt dies bei Kalkmangel ein.

Daß in zahlreichen Fällen die Kalkoxalatkristalle sekundär auch als »mechanisches Schutzmittel« gegen Tierfraß in Betracht kommen, namentlich wenn sie von spießförmiger Gestalt oder als Raphiden entwickelt sind, kann kaum einem Zweifel unterliegen. Namentlich war es Stahl, der durch mannigfach variierte Versuche die Schutzfunktion der Raphiden, besonders Schnecken gegenüber, zu erweisen gesucht hat. Von Lewin dagegen ist, gleichfalls auf Grund von Tierversuchen, die Unschädlichkeit der Raphiden behauptet worden. Er will ihnen höchstens insofern eine Bedeutung zuschreiben, als sie als Instrumente der Giftübertragung dienen können. Ihre Funktion wäre sonach derjenigen analog, welche die spröden Spitzen der Brennhaare ausüben. Wenn nun auch Stahl die schützende Rolle der Raphiden überschätzt haben dürfte, so läßt sich doch nicht bestreiten, daß in manchen Fällen die Form der Behälter, die schleimige Hülle des Nadelbündels und die Verdickungsweise der Wandungen als eine deutliche Anpassung an die Schutzfunktion der Raphiden zu deuten ist. Dies geht aus folgendem Beispiel klar genug hervor.

Fig. 219. *A* intakter Raphidenschlauch im Blatte von Pistia Stratiotes; die abgerundeten Zellenden sind sehr zartwandig. *B* offenes Ende eines Raphidenschlauches mit teilweise entleerten Raphiden.

In den Blättern von Pistia Stratiotes werden die einschichtigen Parenchymlamellen des Aerenchyms von spindelförmigen Raphidenschläuchen durchquert, die beiderseits in die Lufthöhlen hineinragen (Fig. 219). Die abgerundeten Spitzen dieser Schläuche weisen eine äußerst zarte Zellwand auf, während die übrigen Membranpartien etwas verdickt, doch nicht verkorkt sind. Nach mechanischer Verletzung der Schläuche (nicht aber bei einfachem Wasserzutritt) werden die Raphiden meist einzeln mit ansehnlicher Gewalt durch den aufquellenden Schleim herausgeschossen, wobei die zarte Membran der Schlauchspitze durchbohrt wird und bald vollständig verschwunden ist. Die Austrittsstellen der Raphiden sind hier also durch die verdünnten Wandpartien vorgezeichnet, und überdies verhindert die konische Zuspitzung der Schlauchenden, daß das ganze

Raphidenbündel auf einmal herausgeschleudert wird. Indem so eine Raphide nach der anderen austritt, kann der Angreifer an verschiedenen Körperstellen verwundet werden.

Besonders deutlich kommt die Schutzfunktion spießförmiger Kalkoxalatkristalle in den sog. Brennhaaren der Euphorbiaceen-Gattungen Dalechampia, Tragia u. a. zur Geltung. Sie wurden bereits von Crüger beobachtet und sind in neuerer Zeit von Rittershausen und Fritz Knoll untersucht worden. Der Bau eines solchen Brennhaares von Dalechampia Roezliana ist nach Knoll der folgende: eine 0,15—0,17 mm lange Zentralzelle, die eigentliche Brennhaarzelle, subepidermalen Ursprungs, ist bis etwa zum obersten Viertel von 3—5 Randzellen umgeben, die schlauchförmig ausgewachsene Epidermiszellen sind. Im obersten Teile der Brennhaarzelle, der schlank konisch und zugespitzt ist, befindet sich eine Druse aus oxalsaurem Kalk; einer ihrer Kristalle ist besonders lang; spießförmig und reicht mit seiner Spitze bis in das Ende der Brennhaarzelle hinein, wo er die Wand berührt. Die ganze Druse ist von einer Zellulosehülle umgeben, die durch eine Anzahl von Zellulosebalken mit der Zellwand in Verbindung steht; so wird die Druse mit ihrem Spießkristall genügend festgehalten (Fig. 220). — So wie in den Urtica-Brennhaaren sind auch bei Dalechampia im Zellsaft der Brennhaarzelle reichlich Eiweißstoffe vorhanden, was darauf schließen läßt, daß auch hinsichtlich der chemischen Beschaffenheit des Giftes eine Ähnlichkeit besteht. Freilich können die sehr kleinen Brennhaare von Dalechampia die menschliche Haut nicht wirksam verletzen; die Empfindung des »Brennens« bleibt aus. Die viel größeren Brennhaare von Tragia dagegen erregen die bekannte Hautentzündung. Dabei dringt nur der Spießkristall in die Haut ein, während die Zellwand, Querfalten bildend, an ihm zurückgeschoben wird. So wird die Wunde geschaffen, in die das Gift eindringen kann. Der Spießkristall übt also dieselbe Funktion aus, die Lewin den Raphiden zuschreibt.

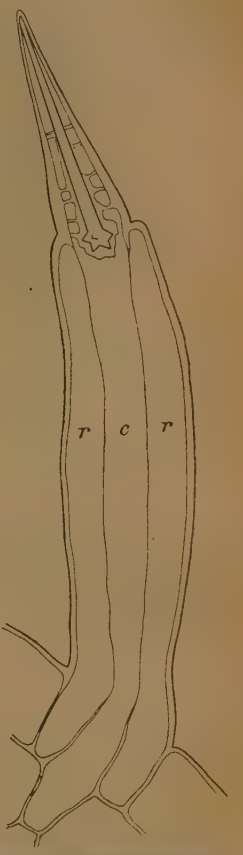


Fig. 220. Brennhaar eines Hochblattes von Dalechampia Roezliana. *c* Zentral- oder Brennhaarzelle, *r* Randzellen. (Nach Fr. Knoll.)

5. Cystolithen[26]). Bei der großen Mehrzahl der Urticaceen, Moraceen und Acanthaceen, ferner bei Combretaceen, Borraginaceen, bei Phlox, Klugia u. a. kommen eigentümlich gestaltete Wandverdickungen vor, in denen bedeutende Mengen von kohlensaurem Kalk eingelagert sind, die sogenannten Cystolithen. Ihr Vorkommen beschränkt sich bei den Urticaceen und Moraceen (mit Ausnahme der Gattungen Pilea, Elatostemma und Myriocarpa) auf die Epidermis der Blätter; die Außenwände einzelner Oberhautzellen, die sich gewöhnlich durch ihre Größe auszeichnen,

besitzen rundliche oder eiförmige Fortsätze, welche gestielt und mit spitzen oder stumpfen Warzen bedeckt sind. Der angeschwollene Teil des Fortsatzes gleicht so einer Maulbeere und hängt an dem Stiele weit in das Lumen der Zelle hinein; dieses wird von dem Cystolithen nicht selten fast ganz ausgefüllt. Besonders schön sind diese Gebilde bei verschiedenen Ficusarten (F. elastica, Carica u. a.) entwickelt (Fig. 221 *A*). Die Cystolithenzelle geht hier direkt aus einer ungeteilt bleibenden Zelle des Protoderms hervor, während die angrenzenden Zellen sich oft mehrmals in tangentialer Richtung teilen und zu Wassergewebe werden. — Bei den Acanthaceen sind die Cystolithen gewöhnlich von spindelförmiger, »donnerkeilähnlicher« Gestalt. Das meist dünne, kurze Stielchen, das dem Cystolithen seitlich aufsitzt, ist oft nur schwer zu finden. Das Vorkommen dieser Cystolithen beschränkt sich nicht bloß auf die Oberhaut; sie treten auch in den parenchymatischen Geweben der Blätter, Stengel und der Wurzeln auf.

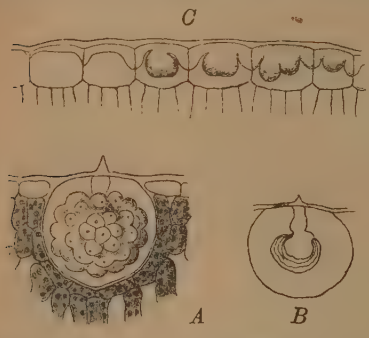


Fig. 221. Cystolithen aus dem Laubblatte von Ficus Carica. *A* Cystolith von der Blattunterseite. Vergr. 280. *B* entkalkter Cystolith aus einem im Herbst abgefallenen Blatte. *C* Gruppe von Epidermiszellen der Blattoberseite, deren verdickte Außenwandungen mit kohlensaurem Kalk imprägniert und mit cystolithenartigen Auswüchsen versehen sind.

Wie bereits erwähnt, sind die Cystolithen reichlich mit kohlensaurem Kalk imprägniert. Wird dieser durch eine Säure gelöst, so bleibt ein substanzarmes Zelluloseskelett übrig, das konzentrische Schichtung zeigt und bei den Moraceen von radial verlaufenden zellulosereicheren Fasern durchsetzt wird. Bei den spindelförmigen Cystolithen der Acanthaceen sind diese Fasern nach A. Zimmermann gerade die zellstoffärmsten Teile der Cystolithen. Wahrscheinlich enthält der Körper des Cystolithen auch etwas Kieselsäure. Bei den Moraceen und Urticaceen tritt eine starke Verkieselung des Stieles ein.

An die typischen Cystolithen schließen sich einige verwandte Bildungen an. So besitzen z. B. im Laubblatte von Ficus Carica einzelne Gruppen von Epidermiszellen der Blattoberseite dickere Außenwände mit knopfartig in die Zellumina vorspringenden Fortsätzen (Fig. 221 *C*). Sie sind mit kohlensaurem Kalk imprägniert. Hierher gehören auch die von Penzig beobachteten cystolithenähnlichen Bildungen verschiedener Cucurbitaceen.

Die Cystolithen dürften in der Regel als Exkretbehälter anzusehen sein. Aus uns unbekannten Gründen besitzen offenbar die cystolithenführenden Pflanzen ein großes Kalkbedürfnis, und zur Ablagerung der bei den Stoffwechselprozessen überflüssig gewordenen Kalkmengen sind eigene Behälter notwendig. Unter Umständen findet aber eine Auflösung und neuerliche Verwertung des in den Cystolithen abgelagerten Kalkes statt. So beobachtete ich, daß in den Blättern des Feigenbaumes zur Zeit der herbstlichen Entleerung einzelne Cystolithen vollkommen kalkfrei sind und, abgesehen von dem unveränderten Stiele, bloß aus dem geschrumpften und braun gewordenen Zelluloseskelett bestehen (Fig. 221 *B*). Solche entkalkte Cystolithen kann man in größerer Anzahl auch in den älteren

Blättern von Ficus elastica beobachten, wenn die Pflanzen in zu kleinen Töpfen kultiviert werden und wahrscheinlich Mangel an Kalk leiden. In solchen Fällen gehen die Cystolithen einen Funktionswechsel ein: aus Exkretbehältern werden Reservestoffbehälter, und der gelöste Kalk wird neuerdings im Stoffwechsel verwertet.

6. Kieselzellen und Kieselkörper[27]). Die Verkieselung von Zellwänden ist eine sehr verbreitete Erscheinung. Hier sind nur jene Fälle zu erwähnen, in denen einzelne meist rundliche Zellgruppen einseitig stark verdickte und verkieselte Zellwände aufweisen. Indem die einander zugekehrten Wandpartien verkieseln, entstehen kompakte Kieselkörper, die meist schon mit der Lupe als helle, durchscheinende Punkte sichtbar sind. Solche Gruppen von Kieselzellen kommen in den Blättern zahlreicher Aristolochien vor. An ihrer Bildung sind meist einige Epidermiszellen mit den darunter befindlichen Zellen beteiligt; seltener kommen sie mitten im Mesophyll vor. In den Blättern von Loranthus europaeus bilden die Kieselzellen kugelige Körper in der Nähe des Blattrandes und der Blattspitze. Sie liegen entweder in unmittelbarer Nähe der Gefäßbündelenden oder werden von diesen diametral durchsetzt; sehr häufig dringen auch die Enden der Tracheiden ins Innere der Kugeln ein (Fig. 222).

Fig. 222. Querschnitt durch eine Kieselgruppe des Blattes von Loranthus europaeus, in die ein aus Tracheiden bestehendes Gefäßbündelende hineinragt.

Ziemlich selten treten Kieselkörper im Zellumen auf. Bei verschiedenen Orchideen, Scitamineen, Palmen, ferner auch bei den Hymenophyllaceen werden die Baststränge von zahlreichen kleinen, halbinselförmigen Zellen bekleidet, die Mettenius als Deckzellen oder Stegmata bezeichnet hat. Ihre der betreffenden Bastzelle anliegende Membranpartie ist mehr oder minder verdickt, während die gegenüberliegende, ausgebauchte Wandpartie in der Mitte zart bleibt und sich bloß gegen den Rand zu allmählich verdickt. Im Lumen jeder Deckzelle tritt ein Kieselkörper ohne jede organische Grundlage auf, der meist von kegel- oder hütchenförmiger Gestalt ist und auf seiner Oberfläche häufig knötchenartige Protuberanzen trägt. Der Kieselkörper füllt meist den größten Teil des Zellumens aus.

In den Laubblättern der Commelynacee Callisia repens hat Möbius kleine kugelige, mit rauher Oberfläche versehene Kieselkörper entdeckt; sie liegen in sehr flachen Zellen, die von den Epidermiszellen durch perikline Wände nach außen abgetrennt werden. In jeder Zelle entstehen mehrere Kieselkörper; zwischen diesen bildet die Zellhaut leistenförmige Wandverdickungen aus, so daß das Zellumen ein Kanalsystem darstellt, worin die Kieselkörperchen liegen.

Auf die eigentümlichen Kieselkörper der Podostemaceen, Chrysobalaneen u. a. kann hier bloß hingewiesen werden.

Da über die Funktion der Kieselzellen und Kieselkörper noch nichts Sicheres bekannt ist, so waren sie hier im Anschluß an die Exkretbehälter zu erwähnen. Es ist ja auch nicht unwahrscheinlich, daß sie zunächst nur Ablagerungsstätten der im Überschuß aufgenommenen Kieselsäure sind. Sekundär können sie allerdings einen biologischen Vorteil gewähren. Warming spricht ihnen bei den Podostemaceen eine mechanische Bedeutung zu, da diese Wasserpflanzen in reißenden Bächen und Flüssen leben, und deshalb gegen die scherende Kraft des wirbelnden Wassers besonders geschützt sein müssen[28]).

IV. Die Sekretionsorgane und Exkretbehälter der Thallophyten.

Sehr interessant gebaute Schleimgänge kommen in allen Organen der Laminariaceen vor. Nach Guignards Untersuchungen[29]) bestehen sie aus einem netzförmigen System von schizogen entstandenen Spalten, deren innere Wände von kleineren oder größeren Zellgruppen ausgekleidet sind, die sich durch ihren Plasmareichtum und ihre deutlichen Zellkerne als die Sekretzellen zu erkennen geben. Diese bilden, wie gesagt, kein zusammenhängendes Epithel, sondern bloß isolierte Zellgruppen, von denen jede als eine Schleimdrüse zu bezeichnen ist. Sehr bemerkenswert ist, daß von dem vielmaschigen, mit Schleim erfüllten Spaltennetz aus einzelne Gänge und Spalten gegen die Organoberfläche zu gehen und erst unmittelbar unter der Epidermis blind enden. Wahrscheinlich sind sie, wenn auch nicht offene, Ausführungsgänge, durch die der Schleim nach außen tritt.

Bei den Pilzen sind in den Zwischenräumen des Hyphengeflechtes nicht selten harzartige Ausscheidungen eingelagert; ob diese in manchen Fällen von besonderen Drüsenhyphen sezerniert werden, ist noch ungewiß. Sehr häufig sind den Pilzhyphen Kalkoxalatkristalle aufgelagert; zur Ausbildung wirklicher Kalkoxalatbehälter kommt es nur ausnahmsweise. So finden sich in den schmalen Mycelhyphen von Phallus caninus einzelne zu großen kugeligen Blasen erweiterte Zellen vor, die von kugeligen Sphärokristallen aus Kalkoxalat fast ganz erfüllt sind. Was die in neuerer Zeit von Istvanffy, van Bambeke u. a. untersuchten, durch besondere Inhaltsstoffe ausgezeichneten Hyphen der Telephoreen und anderer Pilze betrifft, so kann auf sie hier schon deshalb nicht näher eingegangen werden, weil die ernährungsphysiologische Bedeutung jener Substanzen noch ganz unbekannt ist. Manche von den betreffenden Hyphen mögen als Exkretbehälter fungieren, andere speichern vielleicht plastische Baustoffe auf, und wieder andere mögen als Leitungshyphen dienen.

V. Die Entwickelungsgeschichte der Sekretionsorgane und Exkretbehälter.

Die im vorstehenden Abschnitte besprochenen Organe können aus allen drei primären Bildungsgeweben hervorgehen.

Die Entstehung von Sekretionsorganen aus dem Protoderm bedarf, soweit es sich um die Hautdrüsen handelt, kaum einer besonderen Auseinandersetzung. Allein es kommen auch Fälle vor, in denen der Lage nach innere Drüsen entwickelungsgeschichtlich bloß aus dem Protoderm hervorgehen. Es sind dies nach den Untersuchungen Höhnels die unter der Epidermis liegenden Drüsen von Amorpha, Myrtus und Eugenia. Bei den Amorphaarten streckt sich zunächst eine Gruppe von Protodermzellen in radialer Richtung; dann folgen tangentiale Teilungen, die zur Differenzierung der Sekretzellen und der sekundären Epidermis führen; außerdem werden noch 1—2 Zellagen gebildet, welche die neue Epidermis von den Sekretzellen trennen. Anfänglich wölbt sich die junge Drüse nach außen vor und läßt in diesem Stadium ihre protodermale Herkunft noch leichter erkennen. Im ausgebildeten Zustand aber »ist die ganze große Drüse durch die gespannte Epidermis in das Mesophyll hineingepreßt«, und nichts erinnert mehr an ihre eigentümliche Entwickelungsgeschichte. Auf Grund dieser letzteren müßte man demnach die in Rede stehenden Drüsen zu den äußeren rechnen (wie dies auch Höhnel tut), während sie doch tatsächlich innere Drüsen sind.

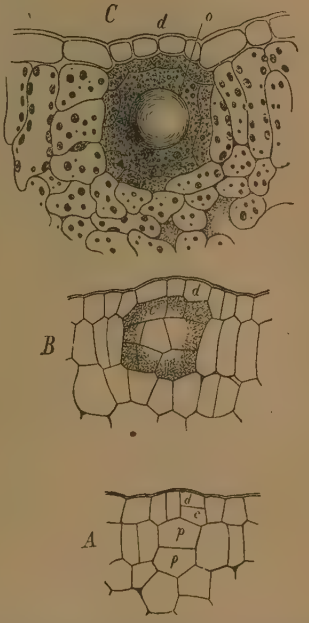


Fig. 223. Drüsen der Blattoberseite von Dictamnus Fraxinella. *A* erste Anlage; *p* und *c* Mutterzellen des Sekretionsgewebes, *d* Mutterzelle der sekundären Epidermis. *B* älteres Stadium. *C* fertige Drüse; *o* ätherischer Öltropfen, *d* sekundäre Epidermis. (Nach Rauter.) (Aus Sachs, Lehrbuch.)

Den Übergang zu den grundmeristematischen Sekretionsorganen bilden nach den Untersuchungen Rauters die subepidermalen Drüsen im Blatte von Dictamnus Fraxinella (Fig. 223). Sie gehen aus zwei Urmutterzellen hervor; einer Protodermzelle und einer darunter liegenden Grundmeristemzelle. Die erstere teilt sich zunächst in tangentialer Richtung. Aus der äußeren Tochterzelle wird die sekundäre Epidermis, während die innere Tochterzelle, sich weiter teilend, Sekretzellen bildet. Die Mehrzahl der letzteren geht allerdings aus der zum Grundmeristem gehörigen Zelle hervor. So bilden diese Drüsen ein Seitenstück zu den peripheren Bastbündeln im Halme von Papyrus antiquorum, die gleichfalls zum Teil protodermalen, zum Teil grundmeristematischen Ursprungs sind.

Die Entstehung von Exkretbehältern aus Protodermzellen ist nicht gerade häufig. Bei den Eucrotoneen wachsen die epidermalen Ölbehälter zuweilen schlauchartig in das Assimilationsgewebe hinein (Croton eremophilus, Crotonopsis alutaris, nach Froembling). Epidermale Gerbstoffschläuche und andere langgestreckte Exkretbehälter finden sich bei Crassulaceen, Saxifragaceen, Geranio-

ceen u. a. Auch die Cystolithenzellen der Urticaceen, Moraceen und teilweise auch der Acanthaceen gehören hierher.

Die Entstehung von Sekretionsorganen und Exkretbehältern aus dem Grundmeristem bedarf wohl keiner näheren Besprechung. Die große Mehrzahl der inneren Drüsen, der Sekretgänge, Schleim-, Harz- und Ölbehälter, Kristall- und Gerbstoffschläuche ist an dieser Stelle zu erwähnen. Die subepidermalen Kristallzellen im Blatte von Citrus dringen, wie Guttenberg zeigte, durch gleitendes Wachstum in die Epidermis ein, indem sie die Wände der über ihnen liegenden Epidermiszellen zu spalten vermögen. So dringen sie häufig bis zur Cuticula vor und erwecken den Anschein, als seien sie protodermaler Abkunft. Ähnliches hat Rothert bei Eichhornia speciosa gefunden. Besonders auffallend ist nach Knoll die Durchwachsung der Epidermis seitens der subepidermalen Brennhaarzellen von Dalechampia und Tragia mit ihren Spießkristallen. Nach Rud. Müller werden auch die scheinbar epidermalen Ölzellen von Aristolochia subepidermal angelegt und gelangen durch gleitendes Wachstum an die Oberfläche.

Aus Procambium endlich entstehen die Sekretzellen der im primären Leptom auftretenden Harz- und Ölgänge der Araucarien, Clusiaceen und Anacardiaceen, sowie die im Hadromteile der primären Stammbündel auftretenden Harzgänge verschiedener Coniferen (Pinus, Larix usw.). Die rindenständigen Ölgänge wohl aller Umbelliferen werden nach Ambronns Untersuchungen gemeinschaftlich mit Kollenchymsträngen oder Mestombündeln angelegt und gehen mit diesen aus einheitlichen Procambiumsträngen hervor. Zum Schluß ist noch darauf hinzuweisen, daß die Stegmata durch Querteilung der peripheren Zellen von Procambiumsträngen entstehen, die sich im übrigen zu Bastbündeln entwickeln.

Anmerkungen.

1) Die älteren Anatomen waren gewöhnlich sofort bereit, irgendein Gebilde als »Drüse« anzusprechen, wenn es auch nur ganz äußerlich durch seine wärzchenförmige Gestalt usw. dem unklaren Begriff einer »Glandel« oder Drüse zu entsprechen schien. Erst Link stellte in seinen Grundlehren der Anatomie und Physiologie der Pflanzen die Forderung auf, daß bloß sezernierende Organe als Drüsen zu bezeichnen seien. Eine verhältnismäßig genaue Umgrenzung des Begriffes finden wir bei Meyen (Über die Secretionsorgane der Pflanzen, 1837), der allerdings auch die Schließzellen der Spaltöffnungen und die Brennhaare als Drüsen ansprach. Von Unger (Anatomie und Physiologie der Pflanzen, 1855) wurden auch die Exkretbehälter, mögen sie ein- oder mehrzellig sein, zu den Drüsen gerechnet.

Unter den neueren Autoren will de Bary die Bezeichnung »Drüse« bloß für die Hautdrüsen gelten lassen, den Ausdruck »innere Drüsen« dagegen aufgeben und statt dessen bloß von »interzellularen Sekretbehältern« sprechen (Vergleichende Anatomie, S. 97 f.) Nach de Bary käme es also nur auf die topographische Lagerung, bzw. die entwickelungsgeschichtliche Herkunft an, ob ein bestimmtes Organ als Drüse zu bezeichnen ist oder nicht. Es unterliegt keinem Zweifel, daß auf diese Weise anatomisch und physiologisch zusammengehörige, bzw. verwandte Organe ohne genügenden Grund auseinandergerissen werden. Späterhin ist denn auch ohne Rücksicht auf de Barys obigen Vorschlag der Ausdruck »innere Drüsen« schon

mehrmals im herkömmlichen Sinn angewendet worden, so unter anderen von Höhnel in seinen sorgfältigen »Anatomischen Untersuchungen über einige Sekretionsorgane der Pflanzen« und von Sachs in seinen »Vorlesungen über Pflanzenphysiologie«.

2) Fr. Unger, Über die Allgemeinheit wässeriger Ausscheidungen und deren Bedeutung für das Leben der Pflanze, Sitzungsberichte der Wiener Akademie d. Wiss., Bd. XXVIII, 1858. A. de Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane, S. 54 ff. und 391 ff. Moll, Untersuchungen über die Tropfenausscheidung und Injektion bei Blättern, Verslagen en Mededeelingen der k. Akademie van Wetenschappen, 2. R., Bd. XV, Amsterdam 1880. G. Volkens, Über Wasserausscheidung in liquider Form an den Blättern höherer Pflanzen, Jahrbuch d. k. bot. Gartens zu Berlin, Bd. II, 1883. H. Potonié, Über die den Wasserspalten physiologisch entsprechenden Organe bei fossilen und rezenten Farnarten, Sitzungsberichte der Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin, 1892, Nr. 7. W. Gardiner, On the physiological significance of water glands and Nectaries, Proceedings of the Cambridge Philos. Soc., vol. V (Ref. in der Bot. Ztg., 1884). G. Haberlandt, Über Wasser sezernirende und absorbirende Organe, I. und II. Abhandlung, Sitzungsberichte der Wiener Akademie d. Wiss., Bd. CIII, 1894, und Bd. CIV, 1895; Derselbe, Über Bau und Funktion der Hydathoden, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XII, 1894; Derselbe, Zur Kenntniss der Hydathoden, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXX, 1897. A. Nestler, Untersuchungen über die Ausscheidung von Wassertropfen an den Blättern, Sitzungsberichte der k. Akademie d. Wiss. in Wien, Math.-naturw. Cl., Bd. CV, I. Abth., 1896; Derselbe, Die Sekrettropfen an den Laubblättern von Phascolus multiflorus Willd. und der Malvaceen, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XVII, 1899; Derselbe, Zur Kenntniss der Wasserausscheidung an den Blättern von Phaseolus multiflorus Willd. und Boehmeria, Sitzungsberichte der k. Akademie d. Wiss. in Wien, Bd. CVIII, I. Abth., 1899. Während Nestler in der erstzitierten Abhandlung meine Auffassung der Keulenhaare von Phaseolus multiflorus als Hydathoden anzweifelte und in reservierter Weise die Ansicht aussprach, daß die Wasserausscheidung bei dieser Pflanze durch die Spaltöffnungen erfolge, hat er in seinen beiden späteren Mitteilungen sich meiner Ansicht angeschlossen. O. Spanjer, Untersuchungen über die Wasserapparate der Gefäßpflanzen, Bot. Ztg., 1898. In dieser Arbeit wird der mißglückte Versuch gemacht, das Vorkommen von epidermalen Hydathoden (Trichomhydathoden) in Abrede zu stellen, ferner die Aktivität der lebenden Protoplasten verschiedener Hydathoden zu leugnen. Vgl. G. Haberlandt, Bot. Ztg., 1898, S. 177. M. von Minden, Beiträge zur anatomischen und physiologischen Kenntniss Wasser-sezernierender Organe, Bibliotheca botanica, Heft 46, 1899. Wl. Lepeschkin, Die Bedeutung der Wasser absondernden Organe für die Pflanzen, Flora, Bd. XC, 1902. Auf Grund unzureichender und unkritischer Versuche und Erwägungen kommt der Verf. zu dem sonderbaren Schluß, daß die Hydathoden entbehrliche Organe vorstellen, »deren Vorhandensein zurzeit weniger durch ihre Notwendigkeit selbst, als vielmehr durch die Erblichkeit bedingt wird«. F. W. C. Areschoug, Untersuchungen über den Blattbau der Mangrovepflanzen, Biblioth. bot., 56. Heft, 1902. H. Molisch, Das Hervorspringen von Wassertropfen aus der Blattspitze von Colocasia nymphaefolia, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., 1903. K. Krafft, Systematisch-anatomische Untersuchung der Blattstruktur bei den Menispermaceen, Inauguraldissertation (Erlangen) Stuttgart, 1907. W. Lepeschkin, Zur Kenntnis des Mechanismus der aktiven Wasserausscheidung der Pflanzen, Beihefte zum bot. Zentralblatt, Bd. XIX, 1. Abt., 1906. M. Tswett, Recherches anatomiques sur les hydathodes des Lobeliacees, Rev. gén. de Bot., T. XIX, 1907. E. Neumann-Reichardt, Anatomisch-physiologische Untersuchungen über Wasserspalten, Beiträge zur Allg. Botanik, I. Bd., 3. Heft, 1917.

3) A. Scherffel, Die Drüsen in den Rhizomschuppen von Lathraea squamaria, Mitteilungen aus dem bot. Institut zu Graz, 1888. G. Haberlandt, Zur Kenntniss der Hydathoden, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXX, 1897. K. Goebel, Morphologische und biologische Bemerkungen, Flora, 1897. Percy Groom, On the leaves of Lathraea Squamaria and of some allied Scrophulariaceae, Annals of Botany, vol. XI, 1897.

4) C. Sauvageau, Sur la feuille des Hydrocharidées marines, Journal de Botanique, 1890; Derselbe, Sur la structure de la feuille des genres Holodule et Phyllospadix, ebenda, 1890; Derselbe, Observations sur la structure des feuilles des plantes aquatiques, ebenda, 1890; Derselbe, Sur les feuilles de quelques monocotyledones aquatiques, Paris 1891; Derselbe, Notes biologiques sur les Potamogetons, Journal de Botanique, 1894. M. v. Minden, Beiträge zur anatomischen und physiologischen Kenntnis wassersezernierender Organe,

Bibliotheca bot., Heft 46, 1899. P. Weinrowsky, Untersuchungen über die Scheitelöffnungen bei Wasserpflanzen, Beiträge zur wissensch. Botanik, herausgeg. von Fünfstück, 1898.

5) G. Volkens, Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste, 1887, S. 27ff. R. Marloth, Zur Bedeutung der Salz abscheidenden Drüsen der Tamariscineen, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. V, 1887.

6) Waldner, Die Kalkdrüsen der Saxifragen, Mitth. des naturw. Vereins f. Steiermark, 1877. G. Volkens, Die Kalkdrüsen der Plumbagineen, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. II, 1884. M. Woronin, Notiz über die Struktur der Blätter von Statice monopetala, Bot. Ztg., 1885. P. Vuillemin, Recherches sur quelques glandes épidermiques, Annales d. Sc. nat., 7. S., T. V, 1887. W. Ruhland, Untersuchungen über die Hautdrüsen der Plumbaginaceen, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. LV, 1915. Dem Verf. ist meine schon in der 4. Aufl. dieses Buches enthaltene Originalabbildung der Hautdrüsen von Plumbago lapathifolia unbekannt geblieben.

7) M. Treub, Les bourgeons floraux du Spathodea campanulata Beauv., Annales du Jardin bot. de Buitenzorg, t. VIII, 1889. G. de Lagerheim, Zur Biologie der Jochroma macrocalyx, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. IX, 1891. G. Kraus, Wasserhaltige Kelche bei Parmentiera cerifera Seem., Flora, 1895, Ergänzungsband. S. H. Koorders, Über die Blütenknospen-Hydathoden einiger tropischen Pflanzen, Annales du Jardin bot. de Buitenzorg, t. XIV, 1897. K. Shibata, Zur Kenntniss der Kelch- und Kapselhydathoden, Bot. Centralbl., Bd. LXXXIII, 1900. Nils Svedelius, Über das postflorale Wachstum der Kelchblätter einiger Convolvulaceen, Flora, Bd. XCVI, 1906.

8) Ch. Darwin, Insectivorous Plants, London 1875. W. Pfeffer, Über insektenfressende Pflanzen, Landw. Jahrbücher, Bd. VI, 1877. de Bary, Vergleichende Anatomie, S. 389f. K. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, II. Theil, V. Insectivoren, 1891. Arth. Meyer und A. Dewèvre, Über Drosophyllum lusitanicum, Bot. Centralbl., Bd. LX, 1894. G. Haberlandt, Über Wasser sezernirende und absorbirende Organe, II. Abhandlung, Sitzungsberichte der Wiener Akademie d. Wiss., Bd. CIV, 1895, S. 92ff. S. Vines, The proteolytic enzyme of Nepenthes, Annals of Botany, vol. XI, 1897, und vol. XII, 1898. Lily Huie, Changes in the Cell-organs of Drosera rotundifolia, Quarterly Journal of microscopical science, vol. XXXIX, 1897. C. Rosenberg, Physiologisch-cytologische Untersuchungen über Drosera rotundifolia, Upsala 1899. G. Clautriau, La digestion dans les urnes de Nepenthes, Mémoires couronnés publiés par l'Acad. royale de Belgique, t. LIX, 1900. G. Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich, Leipzig 1901, S. 94ff.

9) E. Tangl, Studien über das Endosperm einiger Gramineen, Sitzungsberichte der Wiener Akademie d. Wiss., Bd. XCII, 1885. G. Haberlandt, Die Kleberschicht des Grasendosperms als Diastase ausscheidendes Drüsengewebe, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. VIII, 1890. Brown and Morris, Researches on the Germination of some of the Gramineae, Journ. of the Chem. Society, 1890. W. Pfeffer, Über die Ursachen der Entleerung der Reservestoffe aus Samen, Sitzungsberichte der k. sächs. Akademie d. Wissensch., 1893. B. Hansteen, Flora, 1894, Ergänzungsband. J. Grüss, Die Diastase im Pflanzenkörper, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XIII, 1895; Derselbe, Beiträge zur Physiologie der Keimung, Landw. Jahrbücher, herausgeg. von H. Thiel, 1896. H. Linz, Beiträge zur Physiologie der Keimung des Mais, Jahrb. f. wissensch. Bot., 1896.

10) Meine Auffassung der Kleberschicht des Grasendosperms als diastaseausscheidendes Drüsengewebe hat von verschiedener Seite her Widerspruch erfahren. Ich habe die erhobenen Einwände schon in der 3. Aufl. dieses Buches, S. 476 Anmerkung 10) eingehend besprochen und zurückgewiesen.

11) W. Behrens, Die Nektarien der Blüten, Flora, 1879. G. Bonnier, Les nectaires. Annales des sciences nat. Bot., sér. 6, t. VIII, 1879. W. Wilson, The cause of the Excretion of Water on the Surface of Nectaries, Untersuchungen aus dem bot. Inst. zu Tübingen, Bd. I, 1881. Stadler, Beiträge zur Kenntniss der Nektarien, Dissert., Zürich 1886. A. F. W. Schimper, Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika, Jena 1888 (mit einem ausführlichen Verzeichnis der Literatur über extranuptiale Nektarien). C. E. Correns, Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der extranuptialen Nektarien von Dioscorea, Sitzungsberichte der Wiener Akademie d. Wiss., Bd. XCVII, 1888. G. Haberlandt, ebenda, Bd. CIV, I. Abth., 1895, S. 100ff. P. Graßmann, Die Septaldrüsen, Flora, 1884. J. Schniewind-Thies, Beiträge zur Kenntnis der Septalnektarien, Jena 1897. Diese Ab-

handlung enthält namentlich eine sehr große Anzahl schöner und instruktiver Abbildungen. A. Zimmermann, Über die extranuptialen Nektarien einiger Fagraea-Arten, Annales du Jardin bot. de Buitenzorg, sér. 2, t. III, 1901. H. Haupt, Zur Sekretionsmechanik der extrafloralen Nektarien, Flora, 1902. E. Schwendt, Zur Kenntnis der extrafloralen Nektarien, Beihefte zum bot. Centralblatt, Bd. XXII, 1907. E. Elsler, Das extraflorale Nektarium bei Diospyros discolor Willd., Sitzungsber. der Akademie der Wiss. in Wien, Bd. CXVI, 1907. M. Nieuwenhuis-von Uexküll-Güldenbrand, Sekretionskanäle in den Cuticularschichten der extrafloralen Nektarien, Recueil des Travaux bot. Néerlandais, V. XI, 1914.

12) F. J. F. Meyen, Über die Sekretionsorgane der Pflanzen, gekrönte Preisschrift, Berlin 1837. J. Hanstein, Über die Organe der Harz- und Schleimabsonderung in den Laubknospen, Bot. Ztg., 1868. J. Rauter, Zur Entwickelungsgeschichte einiger Trichomgebilde, Denkschriften der Wiener Akademie d. Wiss., Bd. XXXI, 1871. J. Reinke, Beiträge zur Anatomie der an Laubblättern, besonders an den Zähnen derselben vorkommenden Sekretionsorgane, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. X, 1875. de Bary, Vergleichende Anatomie, S. 93ff. J. Behrens, Über einige ätherisches Öl sezernirende Hautdrüsen, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. IV, 1886. A. Tschirch, Angewandte Pflanzenanatomie, Wien und Leipzig, 1889, S. 461 ff.; Derselbe, Die Harze und die Harzbehälter, Berlin 1900. O. Tunmann, Über die Sekretdrüsen, Dissert., Leipzig 1900. A. Nestler, Die hautreizende Wirkung der Primula obconica u. Primula sinensis, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XVIII, 1900; Derselbe, Das Sekret der Drüsenhaare der Gattung Primula mit besonderer Berücksichtigung seiner hautreizenden Wirkung, Sitzungsberichte der Akademie d. Wiss. in Wien, Math.-naturw. Cl., Bd. CXI, 1902. C. Detto, Über die Bedeutung der ätherischen Öle bei Xerophyten, Flora, 1902. G. Haberlandt, Über Drüsenhaare an Wurzeln, Sitzungsberichte der Berliner Akad. d. Wissensch., Physik.-math. Cl., 1915.

13) In der 2. Auflage dieses Buches bin ich der de Baryschen Auffassung der Sekretbildung entgegengetreten; ich glaubte nämlich annehmen zu sollen, daß, wie schon N. J. C. Müller und Hanstein behauptet haben, das Sekret stets im Lumen der Drüsenzellen gebildet wird und als solches durch die Zelluloselamelle der Zellwand in den subcuticularen Drüsenraum übertritt. Die gegenteiligen Angaben von Tschirch und Tunmann haben mich zu einer neuerlichen Nachuntersuchung veranlaßt, auf Grund welcher ich die Auffassung der genannten Forscher im wesentlichen beipflichte.

14) G. Volkens, Über Pflanzen mit lackirten Blättern, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. VIII, 1890.

15) Stahl (Pflanzen und Schnecken, S. 3) läßt das von mir angeführte Beispiel von Thymus serpyllum nicht gelten, indem er behauptet, daß durch das Sekret jedenfalls viele omnivore Tiere von dieser Pflanze abgehalten werden. Er meint, daß es für eine Pflanze von größter Bedeutung sein kann, einen Feind mehr oder weniger zu haben, und führt als Beispiel die Reblaus an. Es ist ganz richtig, daß ein spezifischer Feind, der nur einer einzigen Pflanzenart angepaßt ist, dieser verderblich werden kann, allein gerade der Thymian lehrt, daß manche Pflanze trotz solcher spezifischer Feinde ganz gut weiter gedeiht. Ein omnivores Tier hat aber wohl noch niemals die Existenz einer bestimmten Pflanzenart gefährdet.

Detto wendet in seiner unter Anm. 12 zitierten Abhandlung gegen die vorstehende Bemerkung ein, daß von den im Text angeführten zahlreichen Feinden von Thymus serpyllum nur 6 Arten spezifische Feinde sind, die auf diese Pflanze angewiesen erscheinen; ich kann darauf nur erwidern, daß ich die Bedeutung der Öldrüsen dieser Pflanze als Schutzmittel gegen Tiere nicht sehr hoch anschlagen kann, wenn nicht weniger als sechs verschiedene Tierarten zu spezifischen Feinden unserer Pflanze werden konnten.

16) Tyndall ließ durch einen Pappzylinder, der mit dem betreffenden ätherischen Öl getränkt war, Luft strömen, und bestimmte dann die Diathermansie derselben. War die Luft mit dem Dampf des Rosenöls geschwängert, so absorbierte sie das 36fache der Wärmemenge, welche reine Luft absorbiert; für Wermutöl betrug diese Zahl 41, für Zimtöl 43, Zitronenöl 65, Rosmarinöl 74, Kamillenöl 87, Cassiaöl 109, Anisöl 352. — Vgl. Focke, Die Schutzmittel der Pflanze usw., Kosmos, Jahrg. V, S. 412. — Detto hat in seiner oben zitierten Arbeit gegen die Tyndallsche Auffassung einige sehr bemerkenswerte Einwände erhoben.

17) K. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, Bd. II, S. 232ff. A. J. Schilling, Anatomisch-biologische Untersuchungen über die Schleimbildung der Wasserpflanzen, Flora,

1894. W. Hunger, Über die Funktion der oberflächlichen Schleimbildungen im Pflanzenreiche, Inaugural-Dissertation, Leiden 1899.

18) Außer den schon oben zitierten Abhandlungen Meyens und Rauters sind noch hervorzuheben: B. Frank, Beiträge zur Pflanzenphysiologie, 1868; F. v. Höhnel, Anatomische Untersuchungen über einige Sekretionsorgane der Pflanzen, Sitzungsberichte d. Wiener Akademie d. Wiss., Bd. LXXXVI, I. Abth., 1881; de Bary, Vergleichende Anatomie, S. 210 ff.; A. Tschirch, Angewandte Pflanzenanatomie, S. 477 ff.; Derselbe, Über die Bildung von Harzen und ätherischen Ölen im Pflanzenkörper, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXV, 1893; W. Sieck, Die schizolysigenen Sekretbehälter, ebenda, Bd. XXVII, 1895; G. Lutz, Über die oblito-schizogenen Sekretbehälter der Myrtaceen, Bot. Centralbl., Bd. LXIV, 1895; H. Solereder, Systematische Anatomie, 1899.

19) G. Haberlandt, Über den Entleerungsapparat der inneren Drüsen einiger Rutaceen, Sitzungsberichte der Akademie d. Wissensch. in Wien, Math.-naturw. Cl., Bd. CVII, 1898. C. Detto, Flora, 1903. O. Porsch, Über einen neuen Entleerungsapparat innerer Drüsen, Österr. bot. Zeitschrift, 1903; Derselbe, Die Duftentleerung der Boroniablüte, Verhandl. der zool.-bot. Gesellsch. in Wien, Bd. LVI, 1906.

20) B. Frank, Beiträge zur Pflanzenphysiologie, Leipzig 1868. Ph. van Tieghem, Les canaux sécréteurs des plantes, Annales des sciences naturelles, Bot., sér. 5, t. XVI, 1872. A. Trécul in den Comptes rendus, 1865, 1866 und 1867. F. Thomas, Zur vergleichenden Anatomie der Coniferenblätter, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. IV. de Bary, Vergleichende Anatomie, S. 210 ff. und 455 ff. M. Möbius, Die mechanischen Scheiden der Sekretbehälter, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XVI, 1885. A. Tschirch, Angewandte Pflanzenanatomie, S. 477 ff. J. Moeller, Über Liquidambar und Storax, Zeitschrift des allg. österr. Apotheker-Vereins, 1896. E. Schwabach, Zur Kenntniss der Harzabsonderungen in Coniferennadeln, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., 1899 und 1900. A. Tschirch, Die Harze und die Harzbehälter, Berlin 1900; Derselbe, Die Einwände der Frau Schwabach gegen meine Theorie der Harzbildung, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., 1901. Clara Zollikofer, Über die Endigung der Harzgänge in den Blättern einiger Pinusarten, Beiträge zur Allg. Botanik, I. Bd., 3. Heft, 1917.

21) Die Angaben von de Bary (Vergleichende Anatomie, S. 457) und Tschirch (Angewandte Pflanzenanatomie, S. 487 ff.) über den Verlauf der Harzgänge von Pinus und Juniperus sind demnach unrichtig.

22) A. de Bary, Vergleichende Anatomie, S. 152 ff. A. Tschirch, Angewandte Pflanzenanatomie, S. 472 ff. H. Molisch, Grundriss einer Histochemie der pflanzlichen Genußmittel, Jena 1891. E. Zacharias, Über Sekretbehälter mit verkorkten Membranen, Bot. Ztg., 1879. W. Berthold, Studien über Protoplasmamechanik, Leipzig 1886, S. 25 f. Fellerer, Beiträge zur Anatomie und Systematik der Begoniaceen, Inaug.-Diss. München, 1892. W. Froemboling, Anatomisch-systematische Untersuchung der Crotoneen und Euphyllantheen, Bot. Centralbl., Bd. LXV, 1896. R. Biermann, Über Bau und Entwickelung der Ölzellen und die Ölbildung in ihnen, Archiv für Pharmacie, Bd. CCXXXVI, 1898. A. Tschirch, Beiträge zur Kenntniss der Harzbildung bei den Pflanzen, Festschrift für Schwendener, 1899. H. Solereder, Systematische Anatomie, 1899. Rud. Müller, Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Ölbehälter, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XXIII, 1905. Die weiteren bisher noch unveröffentlichten Ergebnisse der im Grazer botanischen Institute aufgeführten Untersuchungen R. Müllers sind im Texte (S. 489) kurz mitgeteilt.

23) Dippel, Die milchsaftführenden Zellen der Hollunderarten, Verhandl. des naturhist. Vereins f. Rheinl. u. Westfalen, Jahrg. XXII. Sachs, Untersuchungen über die Keimung der Schminkbohne, Sitzungsberichte der Wiener Akademie d. Wiss., 1859. Engler, Bot. Ztg., 1871. de Bary, Vergleichende Anatomie, S. 160. G. Berthold, Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation, I. Theil, Leipzig 1898; enthält zahlreiche Einzelangaben über die Verteilung des Gerbstoffes in der Pflanze. H. Solereder, Systematische Anatomie, 1899.

24) E. Heinricher, Die Eiweissschläuche der Cruciferen und verwandte Elemente in der Rhoeadineen-Reihe, Mittheil. aus dem bot. Inst. zu Graz, 1888. L. Guignard, Sur la localisation des principes qui fournissent les essences sulfurées des Crucifères, Compt. rend. t. CXI, 1880; Derselbe, Sur la localisation des principes actifs chez les Tropéolées, ebenda, t. CXVII; Derselbe, Sur la localisation des principes actifs chez les Limnanthées, ebenda,

t. CXVII; Derselbe, Recherches sur la localisation des principes actifs chez les Capparidées, Tropéolées, Limnanthées, Résedacées, Journal de Botanique, 1893. W. Spatzier, Über das Auftreten und die physiologische Bedeutung des Myrosins in der Pflanze, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXV, 1893. J. H. Schweidler, Die system. Bedeutung der Eiweiß- oder Myrosinzellen usw., Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XXIII, 1905.

25) Über die Kristallbehälter schrieben u. a.: Sanio, Monatsberichte der Berliner Akademie d. Wiss., 1857; Hanstein, ebenda, 1859; G. Holzner, Flora, 1864 und 1867; G. Hilgers, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. VI, 1867; Schroff, Beiträge zur näheren Kenntniss der Meerzwiebel, Wien 1865; Rosanoff, Bot. Ztg., 1865 und 1867; Pfitzer, Flora, 1872; J. Möller, Anatomie der Baumrinden, Berlin 1882, S. 420 ff. und 431—435; L. Kny, Über Krystallbildung beim Kalkoxalat, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., 1887; E. Stahl, Pflanzen und Schnecken, Jenaische Zeitschrift für Naturw. u. Medizin, Bd. XXII, 1888; F. G. Kohl, Anatomisch-physiologische Untersuchungen der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze. (Mit ausführlichen Literaturangaben.); J. Wittlin, Über die Bildung der Kalkoxalat-Taschen, Bot. Centralbl., Bd. LXVII, 1876; A. Fuchs, Untersuchungen über den Bau der Raphidenzelle, Österr. bot. Zeitschrift, 1898; F. G. Kohl, Untersuchungen über die Raphidenzellen, Bot. Centralbl., Bd. LXXIX, 1899; Rothert und Zalenski, Über eine besondere Kategorie von Krystallbehältern, ebenda, Bd. LXXX, 1899; Wl. Rothert, Die Kristallzellen der Pontederiaceen, Bot. Ztg., 1900; H. v. Guttenberg, Zur Entwickelungsgeschichte der Kristallzellen im Blatte von Citrus, Sitzungsberichte der Akademie d. Wissensch. in Wien, Math.-naturw. Cl., Bd. CXI, 1902; L. Lewin, Über die toxikologische Stellung der Raphiden, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XVIII, 1900. M. Möbius, Über Raphiden der Epidermiszellen, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XXIII, 1905. Fr. Knoll, Die Brennhaare der Euphorbiaceen-Gattungen Dalechampia und Tragia, Sitzungsberichte der Akademie d. Wissensch. in Wien, Bd. CXIV, 1905.

26) Über Cystolithen schrieben u. a.: Schacht, Abhandlungen der Senckenbergischen Gesellsch., Bd. I, S. 133; Weddell, Annales d. sciences naturelles, Bot., sér. 4, t. II, S. 267; C. Richter, Beiträge zur genaueren Kenntniss der Cystolithen und einiger verwandten Bildungen im Pflanzenreich, Sitzungsberichte der Wiener Akademie d. Wiss., Bd. LXXVI, I. Abth., 1877; O. Penzig, Bot. Centralbl., Bd. VIII, 1881, S. 393; C. Giesenhagen, Das Wachsthum der Cystolithen von Ficus elastica, Flora, 1890; A. Zimmermann, Über die radialen Stränge der Cystolithen von Ficus elastica, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. IX, 1891. Vgl. ferner Giesenhagen, ebenda, S. 74 ff., und A. Zimmermann, ebenda, S. 126 ff. M. Möbius, Beitrag zur Anatomie der Ficus-Blätter, Bericht über die Senckenbergische naturforsch. Gesellsch. in Frankfurt a. M., 1897. H. Solereder, Systematische Anatomie, 1899. K. Fritsch, Über das Vorkommen von Cystolithen bei Klugia zeylanica, Wiesner-Festschrift, Wien 1908.

27) Über Kieselzellen und Kieselkörper schrieben: G. Mettenius, Abhandl. der math.-phys. Cl. der sächs. Ges. d. Wissensch., Bd. VII, 1864; Rosanoff, Bot. Ztg., 1871; Cario, ebenda, 1881; E. Warming, Études sur la famille des Podostemacées, Copenhague 1881—1888; F. G. Kohl, Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze, Marburg 1889; G. Marktanner-Turneretscher, Zur Kenntniss des anatomischen Baues unserer Loranthaceen, Sitzungsberichte der Akademie der Wissensch. in Wien, Bd. XCI, 1885; F. Kolpin Ravn, Sur l'existence de »cystolithes rudimentaires« silicifiés chez quelques Loranthacées, Botanisk Tidsskrift, Bd. XXI, Kopenhagen 1897. Die von Marktanner-Turneretscher entdeckten kugelförmigen Zellgruppen im Blatte von Loranthus europaeus sind von ihm für wasserspeichernde Schleimkugeln gehalten und erst von Kolpin Ravn als Kieselzellgruppen erkannt worden. H. Solereder, Systematische Anatomie, 1899, S. 771. M. Möbius, Über ein eigentümliches Vorkommen von Kieselkörpern in der Epidermis und den Bau des Blattes von Callisia repens, Wiesner-Festschrift, Wien 1908.

28) Die Annahme Kohls (l. c. S. 297 ff.), daß die Stegmata der Palmen, Orchideen usw. als »Kegelventile« fungieren, die den Übertritt von Wasser aus den Bastzellen in die Interzellularen des angrenzenden Parenchyms möglichst erleichtern, eine Rückbewegung des Wassers in die Bastzellen aber unmöglich machen sollen, entbehrt jeder Begründung.

29) L. Guignard, Observations sur l'appareil mucifère des Laminariacées, Annales des sciences nat., Bot., sér. 7, t. XV, 1892.

Elfter Abschnitt.

Das Bewegungssystem.

I. Allgemeines.

So wie bei den Tieren sind auch bei Pflanzen Bewegungserscheinungen, die eine gewöhnlich zweckmäßige Ortsveränderung des ganzen Organismus oder einzelner Organe desselben bewirken, von allgemeiner Verbreitung. Ein wichtiger Unterschied zwischen Tieren und Pflanzen besteht aber in dieser Hinsicht darin, daß bei ersteren die Ortsbewegung des ganzen Individuums Regel, bei letzteren Ausnahme ist. Nur die Bewegungen der einzelnen Organe, die fast immer im Dienst ihrer eigenen Funktion, oder der von anderen Organen stehen, sind auch im Pflanzenreich allgemein verbreitet. —

Bei den niedersten Pflanzen kommen aktive Ortsbewegungen, die der ganze Organismus zeitlebens oder in gewissen Entwickelungsstadien auszuführen vermag, bekanntlich nicht selten vor. Hier verwischen sich denn auch die Unterschiede zwischen Tier und Pflanze. Die Art dieser Ortsbewegungen ist eine verschiedene, und dementsprechend sind auch die Bewegungsorgane, sofern solche überhaupt differenziert sind, von verschiedener Ausbildung. Die amöboiden Kriechbewegungen der Myxomycetenplasmodien, die Gleitbewegungen der Diatomaceen, Desmidiaceen und Oscillarien, die durch schwingende Cilien vermittelten Schwimmbewegungen der Bakterien, Volvocaceen und Schwärmsporen sind die Haupttypen dieser aktiven Ortsbewegungen. Bei den höher entwickelten Pflanzen dagegen sind bloß langsame Ausbreitung durch Wachstum und passive Ortsbewegungen möglich, welch letztere sich fast ausschließlich auf die Verbreitung von Samen und Früchten beschränken. Auch diese Bewegungen werden häufig durch eigene Organe vermittelt, welche so eingerichtet sind, daß durch äußere Triebkräfte, die auf sie einwirken, die Ortsbewegung erzielt wird. Hierher gehören vor allem die verschiedenen Flugapparate der Samen und Früchte. Doch auch durch plötzliche Ausgleichung von Spannungen, die durch den Turgor oder durch den Kohäsionszug des verdunstenden Zellsaftes hervorgerufen werden, wird häufig ein Fortschleudern von Samen (und Sporen) bewirkt. Auch hygroskopische Bewegungen an Reproduktionsorganen sind häufig und stehen gleichfalls mit der Samen- und Sporenverbreitung im Zusammenhang.

Sehr mannigfach sind ferner die Bewegungen, welche verschiedene Pflanzenorgane ausführen, nicht um eine Ortsbewegung der ganzen Pflanze, bzw. ihrer Samen oder Sporen zu bewirken oder zu ermöglichen, sondern bloß um eine zweckmäßige Stellung oder Stellungsänderung des betreffenden Organs herbeizuführen. Solche Organbewegungen zeigt jede höher entwickelte Pflanze. Zuweilen beruhen auch diese Bewegungen auf rein physikalischen Vorgängen, wie z. B. die Einrollung der Laubblattspreiten verschiedener Steppengräser. In den meisten Fällen sind sie aber Lebensäußerungen der betreffenden Pflanzenteile, d. h. ihre Ausführung wird durch Kräfte bewirkt, deren Erzeugung mit dem Kraft- und Stoffwechsel der lebenden Protoplasten verknüpft ist. Äußere Einflüsse haben dabei nur die Bedeutung von auslösenden Reizen und sind dabei häufig für die Bewegungsrichtung maßgebend.

In zahlreichen Fällen sind zur Ausführung dieser aktiven Bewegungen der Organe keine eigenen Bewegungsorgane oder -gewebe ausgebildet. So werden die heliotropischen und geotropischen Reizbewegungen gewöhnlich von jenen Organteilen ausgeführt, die noch im Längenwachstum begriffen sind und deren Gewebe im ausgewachsenen Zustand anderen Funktionen dienen. Sehr häufig sind aber eigene Bewegungsorgane vorhanden, zumal an Blättern, die dann gewöhnlich befähigt sind, die betreffenden Bewegungen zu wiederholten Malen auszuführen. Es sind dies die sog. Gelenkpolster der Stengel, Blattstiele, Blattscheiden oder Fiederblätter. Natürlich sind am Aufbau dieser Bewegungsorgane außer dem eigentlichen Bewegungsgewebe auch noch andere Gewebesysteme beteiligt, so das Hautsystem, das Skelettsystem, das Leitungssystem, gleichwie ja auch die Assimilationsorgane nicht ausschließlich aus Assimilationsgewebe bestehen.

Unter dem Bewegungssystem verstehen wir hier alle diejenigen Gewebe und anderen anatomischen Einrichtungen, deren Hauptfunktion die Vermittelung von passiven oder aktiven Bewegungen ist. Wir haben sonach passive und aktive Bewegungsgewebe zu unterscheiden. Die ersteren charakterisieren sich dadurch, daß die bewegenden Kräfte äußere Kräfte sind, während bei letzteren die bewegenden Kräfte in dem Gewebe selbst ihren Sitz haben. Die Flughaare und Fluggewebe gehören demnach zu den passiven Bewegungsgeweben, die »fibrösen Zellschichten« der Antheren, die turgeszierenden Parenchymschichten der Gelenkpolster zu den aktiven. Letztere zerfallen wieder in zwei Gruppen. Die eine Gruppe umfaßt die toten Bewegungsgewebe, deren Funktion auf rein physikalischen Vorgängen beruht, die sich in den Zellwänden oder auch im Zellumen abspielen. Dies sind die Imbibitions- und Kohäsionsmechanismen. Zur zweiten Gruppe gehören die lebenden Bewegungsgewebe, deren Funktion ein physiologischer Vorgang, eine Lebensäußerung ihrer Protoplasten ist. —

Vergleichen wir die pflanzlichen mit den tierischen Bewegungsgeweben, so tritt uns sofort ein auffallender Unterschied entgegen. Die Bewegungsgewebe der Pflanzen sind in bezug auf Bau und Mechanik sehr mannigfaltig, weil auf verschiedenen Stufen der phylogenetischen Entwickelung sehr verschiedene Vorgänge und Einrichtungen zur Ausführung zweckmäßiger Bewegungen herangezogen und weiterentwickelt worden sind. Bei den Tieren dagegen sind die Bewegungsgewebe in bezug auf Bau und Mechanik ein sehr einheitliches System. Fast immer handelt es sich um glatte oder quergestreifte Muskelfasern, die

phylogenetisch und ontogenetisch Plasmadifferenzierungen vorstellen. Diese einheitliche Ausbildung des Bewegungssystems der Tiere hängt offenbar damit zusammen, daß sie schon auf den frühesten Stufen der phylogenetischen Entwickelung begonnen hat und ohne Unterbrechung weitergeführt wurde.

Daß bei den Pflanzen allem Anscheine nach niemals besonders differenzierte kontraktile Organe der Protoplasten — also Muskelfasern — zur Ausführung von Bewegungen verwendet werden, dürfte seinen Hauptgrund darin finden, daß die Pflanzenzellen mit relativ festen Zellulosehäuten versehen sind, die dem Kontraktionsbestreben plasmatischer Fibrillen einen zu großen Widerstand entgegensetzen würden. So war die Pflanze von vornherein darauf angewiesen, ihre festen Zellwände in den Dienst der Bewegungsvorgänge zu stellen.

II. Die passiven Bewegungsgewebe.

A. Die Flughaare und Fluggewebe.

Als Flugapparate der Samen und Früchte fungieren lufthaltige Haargebilde oder flügelartige Gewebelamellen. Ihre Aufgabe besteht zunächst darin, beim Fallen der Frucht oder des Samens den Luftwiderstand zu vergrößern, so daß der Fall verlangsamt wird und der Wind infolgedessen mehr Zeit gewinnt, den Samen fortzutragen und zu verbreiten. Indem dabei die Flugorgane dem Wind eine große Angriffsfläche darbieten, kann die Verbreitung leicht auf große Strecken hin erfolgen. Auf die Mechanik des Fluges und die damit zusammenhängende zweckmäßige Gestalt und Orientierung der Flugorgane kann hier nicht näher eingegangen werden; diese organologische Seite des Gegenstandes ist, soweit es sich um die geflügelten Früchte und Samen handelt, von Dingler[1]) in umfassender Weise behandelt worden. In diesem Buch ist nur der anatomische und histologische Bau der Flugorgane zu schildern.

Fig. 224. Rand einer Pappusborste von Centaurea calocephala.

Die Flughaare hüllen entweder den Samen ganz ein, wie bei Gossypium, oder sie bilden bloß einen Schopf oder Fallschirm, wie bei Salix, Populus, Epilobium, Asclepias u. a. Auch die Haare und Borsten des Pappus so vieler Compositenfrüchte gehören diesem Typus an. Während die Anzahl der einzelnen Haare des ganzen Flugapparates gewöhnlich eine sehr große ist, sind die überaus kleinen und leichten Samen der Aeschynanthusarten nur mit drei Flughaaren ausgerüstet.

Das einzelne Flughaar ist gewöhnlich einzellig und erreicht oft eine sehr beträchtliche Länge; so werden z. B. die Haare der Baumwollsamen 2—6 cm lang. Die vielzelligen Pappusborsten der Compositen sind häufig in verschiedener Weise »federig« behaart. Bei Tragopogon orientale u. a. verflechten sich die von den Pappusstrahlen abzweigenden Flughaare zu einem in einer Fläche ausgebreiteten Netzwerk. Bei Centaurea calocephala legen sich die an den beiden Rändern der Borste zu je einer Längsreihe angeordneten Haare so dicht aneinander, daß sie

wenigstens in der unteren Hälfte der Borste eine kontinuierliche Fläche herstellen, wodurch die Oberfläche der Borste mehr als doppelt so groß wird (Fig. 224).

Ihrer Aufgabe entsprechend sind die Flughaare zwar leicht, aber fest gebaut; sie besitzen nur schwach oder mäßig stark verdickte Zellwände, die sich jedoch durch eine sehr bedeutende Festigkeit auszeichnen. Vor allem sind hier die Baumwollhaare zu nennen, deren Festigkeit ich in folgender Weise zu bestimmen versuchte: Ein einzelnes, 2—3 cm langes Haar wurde mit seinen Enden auf zwei zungenförmige Papierstückchen festgeklebt, das eine dieser fixiert, und an das andere eine kleine Papierdüte gehängt, in die man nun sehr vorsichtig und langsam feinen Sand fließen ließ; so konnte das Zerreißgewicht eines einzelnen Haares bis auf 0,01 g genau bestimmt werden. Auf Grund sorgfältiger Messungen wurde dann die wirksame Querschnittsfläche des Haares berechnet und schließlich die Umrechnung auf den Quadratmillimeter vorgenommen. Auf diese Weise ergab sich für die Baumwollhaare ein Festigkeitsmodul von 18—22 kg, so daß diese Zellen an Festigkeit den besseren Bastsorten nichts nachgeben.

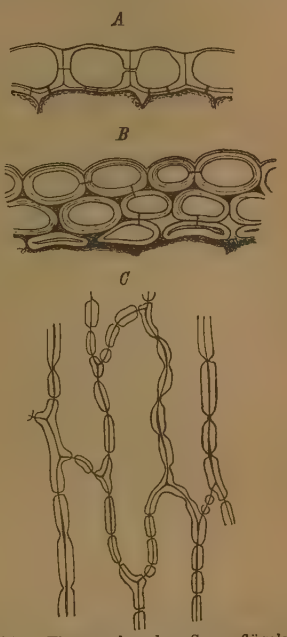


Fig. 225. Fluggewebe des Samenflügels von Cedrus Libani. *A* Querschnitt durch den dünneren, *B* durch den dickeren Teil des Flügels. *C* Oberflächenansicht des dünneren Flügelteiles.

Die Fluggewebe der flügelartigen Flugvorrichtungen sind im allgemeinen gleichfalls so gebaut, daß bei möglichst geringem Gewicht eine genügende Biegungs- und Schubfestigkeit erzielt wird.

In den einfacheren Fällen besteht der Flügel bloß aus Fluggewebe, das eine oder mehrere Zellschichten dick ist. Bei den geflügelten Samen der Abietineen stellt das Fluggewebe keinen Auswuchs der Samenschale vor, sondern wird von der sich ablösenden Epidermis und teilweise auch den subepidermalen Zellschichten der Fruchtschuppe gebildet. Bei Cedrus Libani z. B. besteht der dünnere Teil des Flügels bloß aus einer Zellage, der abgelösten Epidermis der Fruchtschuppe, deren gestreckte Zellen ziemlich stark verdickte Seitenwände mit zahlreichen Tüpfeln besitzen (Fig. 225 *A*). So wird ein festes Gitterwerk hergestellt, dessen Maschen von den die Flughaut bildenden dünnen Außen- und Innenwänden überspannt werden. Auf der Unterseite des Flügels sind noch Wandreste der zerrissenen subepidermalen Zellen vorhanden. Der dickere Teil des Flügels besteht aus 3—4 Zellschichten (inklusive der Epidermis). Die im Querschnitt ovalen Zellen besitzen ringsum gleichmäßig verdickte, den Reaktionen zufolge verholzte Zellwände; die untersten Zellen sind meist stark zusammengedrückt (Fig. 225 *B*).

Der durchsichtige dünne Flügel des Samens von Spathodea campanulata besteht durchgehends bloß aus einschichtigem Fluggewebe. Die Seitenwände der prosenchymatischen, radial angeordneten Zellen sind sehr stark verdickt, und zwar so, daß ihr Querschnitt fast kreisrund erscheint. Zwischen diesen das feste Gerüst des Flügels bildenden Stäben stellen die zarten Außenwände die Flughaut her. Diese sind beiderseits so stark eingesunken, daß sie sich in der Mitte berühren (Fig. 226 *A*). Nach Behandlung mit Kalilauge weichen sie auseinander (Fig. 226 *B*). In der Oberflächenansicht lassen sie eine zarte schräge Streifung erkennen, die durch zarte Verdickungsfasern bedingt wird. Nach Behandlung mit Chlorzinkjodlösung färben sich Außen- und Seitenwände grauviolett.

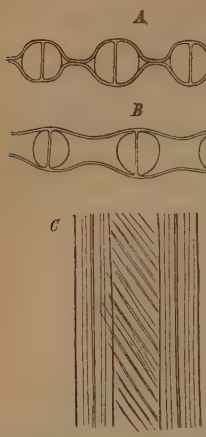


Fig. 226. Fluggewebe des Samenflügels von Spathodea campanulata. *A* Querschnitt durch den Flügel. *B* desgl. nach Behandlung mit Kalilauge. *C* Teil einer Zelle des Flügels in der Oberflächenansicht.

Sehr interessant sind auch die bloß aus Fluggewebe bestehenden großen atlasglänzenden Flügel der Samen von Zanonia macrocarpa gebaut. Die überaus zarten Randpartien der Flügel bestehen aus ganz dünnwandigen, gestreckten Zellen. Auf einem Querschnitte durch die dickere Flügelpartie sieht man, daß die beiderseitigen Epidermen, welche die Flughaut bilden, durch locker gestellte, einschichtige Gewebelamellen miteinander verbunden sind, die übrigens auch untereinander Querverbindungen zeigen (Fig. 227). Die Längsschnittsansicht lehrt, daß diese aussteifenden Lamellen aus plattenförmigen Zellen bestehen; diejenigen, welche der Flughaut aufsitzen, sind fußförmig verbreitert. Ihre Wände sind meist stark verdickt. Dasselbe gilt von den beiderseitigen Epidermis-, beziehungsweise Flughautzellen, deren seitlicher Zusammenhang dadurch zu einem sehr festen wird, daß sie

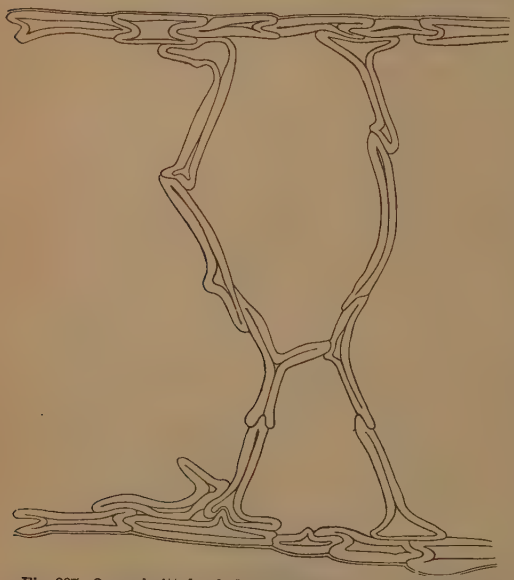


Fig. 227. Querschnitt durch den dickeren Teil des Samenflügels von Zanonia macrocarpa.

durch starke Verbiegung der Seitenwände miteinander verkeilt sind. Auch die Zellen der Aussteifungsplatten zeigen häufig diese Verbindungsweise.

Die an Früchten auftretenden Flügel besitzen insofern einen komplizierteren Bau, als sie sehr häufig nicht bloß aus Fluggewebe bestehen, sondern überdies von Gefäßbündeln (Ulmus) und oft von starken mechanischen Strängen durchzogen werden (Acer). Die Anordnung und der Verlauf dieser Stränge entspricht, wie Wahl[2]) gezeigt hat, ganz der Art und Weise, wie die Flügel mechanisch beansprucht werden. — Wenn die Flügel in morphologischer Hinsicht Blätter sind, die in ihrer Jugend zumeist auch als Assimilationsorgane fungieren — sei es auch nur in bescheidenem Maßstabe —, so kommen in ihrem Bau natürlich beide Funktionen zum Ausdruck.

B. Die Schwimmgewebe[3]).

Die Samen und Früchte der Wasserpflanzen und Strandgewächse werden hauptsächlich durch Wasserströmungen verbreitet. Die notwendigste Voraussetzung dazu ist eine lang andauernde Schwimmfähigkeit, welche in Fällen vollkommenerer Anpassung durch Ausbildung eines luftführenden Schwimmgewebes erreicht wird. Nach den Untersuchungen A. F. W. Schimpers lassen sich in bezug auf Bau und Anordnung des der Frucht- oder Samenschale angehörigen Schwimmgewebes verschiedene Typen unterscheiden. In einer Reihe von Fällen (Cerbera Odollam, Laguncularia racemosa, Nipa fruticans, Aegiceras majus) ist das Schwimmgewebe von schwammparenchymartiger Beschaffenheit, mit großen lufthaltigen Interzellularräumen versehen. Viel häufiger aber besitzt das Schwimmgewebe nur winzige oder gar keine Interzellularräume; die Luft erfüllt die Zellumina. Die dünnwandigen, oft sehr dicht getüpfelten Zellwände bestehen nicht aus reiner Zellulose; in vielen Fällen sind sie verholzt, und in einigen Fällen mit nicht näher bestimmbaren Stoffen imprägniert. Wichtig für ihre Funktion ist, daß solche Schwimmgewebe für Wasser schwer, für Luft sehr leicht permeabel sind, und daß sie demnach ihren Luftgehalt auch im Wasser mit großer Zähigkeit lange bewahren; Bruchstücke des Schwimmgewebes von Barringtonia speciosa und Cynometra cauliflora schwammen noch nach 22 Wochen auf 3prozentiger Kochsalzlösung, ohne zu sinken. Bei zahlreichen Strandpflanzen ist das Schwimmgewebe peripher gelagert (Cocos nucifera, Barringtonia Katappa, Lumnitzera, Carapa u. a.). Bei dieser Anordnung wird es häufig durch zahlreiche mechanische Stränge, die es durchziehen, vor dem Abgeriebenwerden geschützt (Cocos nucifera, Cerbera Odollam, Lumnitzera). Bei anderen Pflanzen wird dieser mechanische Schutz dadurch erzielt, daß sich das Schwimmgewebe innerhalb einer harten Stein- oder Samenschale befindet (Calophyllum inophyllum, Ximenia americana, Cycas circinalis, Excoecaria Agallocha).

Wie Kolpin Ravn gezeigt hat, sind auch die Samen unserer einheimischen Sumpf- und Wasserpflanzen häufig mit ganz ähnlich gebauten Schwimmgeweben ausgerüstet.

III. Die aktiven Bewegungsgewebe.

A. Die hygroskopischen Mechanismen[4]).

(Imbibitions- oder Schrumpfungsmechanismen.)

Die Volumveränderungen, welche tote Zellmembranen bei der Aufnahme und Abgabe von Wasser, bei Quellung und Austrocknung erfahren, können unter geeigneten Umständen sehr ausgiebige Bewegungen zur Folge haben. Wo solche Bewegungen erzielt werden sollen, handelt es sich stets um einfache Krümmungs- oder um Torsionsbewegungen. Eine notwendige Voraussetzung für derartige Bewegungen besteht in der Ausbildung antagonistisch wirkender Seiten des Bewegungsapparates, mag dieser bloß eine einzelne Zelle, den Teil einer solchen, oder ein ganzes Gewebe vorstellen. Gewöhnlich kommt dieser Antagonismus auf folgende Weise zustande:

Wenn eine gestreckte, zylindrische Zelle ringsum in gleicher Weise quellungsfähige Wandungen aufweist, so wird bei Wasseraufnahme oder -abgabe bloß eine Verlängerung, bzw. Verkürzung der Zelle eintreten können. Eine Krümmung kann nur dann erfolgen, wenn das Quellungsvermögen zweier einander gegenüberliegender Längsstreifen der Membran ein ungleich großes ist, und zwar in dem Sinn ungleich, daß bei eintretender Quellung der eine Längsstreifen länger wird als der andere. Dasselbe gilt mutatis mutandis für einen ganzen Gewebezylinder. Das Ausmaß der Krümmung ist dabei, wie leicht einzusehen, lediglich von der Differenz des Quellungsvermögens der antagonistischen Seiten abhängig. Ob die Zellwände dick oder dünn sind, ist dabei gleichgültig. Die Energie, mit der sich die Krümmungsbewegung vollzieht, ist aber um so größer, je voluminöser die quellenden oder sich kontrahierenden Wandungen sind. Da nun bei allen derartigen Bewegungen stets größere oder geringere Widerstände zu überwinden sind, so werden die Wandungen der betreffenden Zellen sehr häufig mehr oder minder verdickt.

Die Dimensionsänderung der Membran bei Änderung ihres Wassergehaltes ist nicht nur von dem Quantum des aufgenommenen oder abgegebenen Wassers abhängig, sondern auch von der molekularen, bzw. micellaren Struktur der Zellwand selbst, zufolge welcher das Maß der Wassereinlagerung beim Quellen nach den verschiedenen Richtungen des Raumes ein ungleich großes ist. Diese für das Verständnis der hygroskopischen Bewegungen sehr wichtige Tatsache ist zuerst von Zimmermann festgestellt worden. Es handelt sich dabei in erster Linie um Unterschiede in den tangentialen Quellungsintensitäten. Die Membranen einer spindelförmigen Zelle können sich beim Austrocknen entweder in der Querrichtung, oder in der Längsrichtung stärker kontrahieren, beziehungsweise beim Quellen ausdehnen. Im ersteren Falle wird die Wassereinlagerung leichter in der Querrichtung, im letzteren Falle leichter in der Längsrichtung erfolgen. Will man diese verschiedene Quellungsintensität mit der molekularen Struktur der Zellmembran in Zusammenhang bringen, so wird man annehmen müssen, daß die Molekülgruppen oder Micellen der Membran in den verschiedenen tangentialen Richtungen ungleich fest miteinander verbunden sind. Wenn sie zusammenhängende Längsreihen bilden, so wird die Wassereinlagerung

zwischen den einzelnen Längsreihen, also in der Querrichtung leichter erfolgen, als zwischen den einzelnen Micellen der Längsreihen selbst. Wenn die Micellen dagegen zu Querreihen miteinander verbunden sind, so wird die Wassereinlagerung leichter zwischen den Querreihen, mithin in der Längsrichtung, vonstatten gehen. Es ist dies leicht einzusehen, wenn man bedenkt, daß die einzelnen Micellarreihen untereinander lange nicht so fest verbunden sein können, als wie die einzelnen Micellen dieser fibrillenartigen Reihen miteinander zusammenhängen, und daß demnach der Einlagerung von Wasser zwischen die einzelnen Micellarreihen, d. i. senkrecht zum Verlauf derselben, ein geringerer Widerstand entgegengesetzt wird, als beim Auseinanderdrängen der einzelnen Micellen in einer und derselben Reihe.

Der Verlauf der Micellarreihen kann aber aus der Richtung der spaltenförmigen Tüpfel oder der faserigen Verdickungsleisten sowie der Streifung erschlossen werden, mit der jener Verlauf erfahrungsgemäß stets zusammenfällt. Wenn man also an einer gestreckten Zelle longitudinal gerichtete oder in steilen Schrägzeilen angeordnete spaltenförmige Tüpfel beobachtet, so wird man daraus schließen dürfen, daß die Quellungsintensität in der Querrichtung größer ist. Wenn degegen die Tüpfel quer oder nahezu quer zur Längsachse gerichtet sind, so ist die Quellungsintensität in der Längsrichtung größer. In beiden Fällen kann die Ausdehnung beim Quellen, bzw. die Kontraktionsgröße nach Eichholz 5—20 % betragen. — Wo anatomische Anhaltspunkte fehlen, kann die Lage der Quellungs- bzw. Schrumpfungsachsen aus dem optischen Verhalten der Zellwände im polarisierten Licht erschlossen werden.

Bei der Herstellung hygroskopischer Krümmungsmechanismen findet die Verschiedenheit der Quellungsintensitäten eine sehr mannigfache Anwendung. Die beiden antagonistischen Seiten des betreffenden Bewegungsapparates werden mit Zellwänden ausgestattet, deren Quellungsintensitäten und Molekularstruktur den eben besprochenen Unterschied zeigen. Der Antagonismus der beiden Seiten kann aber, wie die Antheren lehren, auch auf andere Weise zustande kommen.

Bau und Form der hygroskopischen Bewegungszellen sind sehr verschiedenartig. Die prosenchymatischen dickwandigen Formen sind durch mancherlei Übergänge mit den spezifisch mechanischen Fasern, den echten Bastzellen, verbunden, die zuweilen neben ihrer Hauptfunktion als festigende Elementarorgane auch als Vermittler von Bewegungserscheinungen dienen. Man kann sie in diesem Falle mit Eichholz als »dynamo-statische Elemente« bezeichnen. Für jene prosenchymatischen, dickwandigen Zellen, welche sich bei Wasserverlust in der Längsrichtung sehr stark verkürzen, und deren Moleküle oder Micellen zu quer gestellten Ringen oder sehr niedrigen Schraubenlinien angeordnet sind, hat Eichholz den Namen »spezifisch-dynamische Zellen« vorgeschlagen. — Auch parenchymatische, isodiametrische oder stabförmige Zellformen sind häufig, wobei die Zellwände dünn bis sehr stark verdickt sein können. Lokale Membranverdickungen verschiedener Art, die für die Mechanik der betreffenden Bewegungen bedeutungsvoll sind, kommen häufig vor. Die Zellwände sind gewöhnlich verholzt, doch steht diese Erscheinung mit den hier in Betracht kommenden physikalischen Eigenschaften der Membranen in keinem nachweisbaren Zusammenhang.

Nach diesen allgemeinen Auseinandersetzungen, die auf den ausführlichen Untersuchungen von Zimmermann, Schwendener, Eichholz und besonders auch Steinbrinck beruhen, soll nun eine Reihe von Beispielen besprochen werden.

Ein hygroskopischer Apparat, an dessen Aufbau bloß bestimmte Wandungsteile zugrunde gegangener Zellen beteiligt sind, wird von den Peristomzähnen der Laubmooskapsel gebildet. Doch nur die Zähne des äußeren Peristoms sind in der Regel hygroskopisch. Sie krümmen sich bei feuchtem Wetter nach einwärts, verschließen die Öffnung und verhindern die Aussaat der Sporen, deren Verbreitung bei Regen natürlich nur mangelhaft wäre. Bei trockenem Wetter sind die Zähne mehr oder minder nach auswärts gekrümmt, die Aussaat kann unbehindert vonstatten gehen. Jeder Peristomzahn setzt sich aus zwei Membranlamellen zusammen, einer inneren und einer äußeren Lamelle, die entwickelungsgeschichtlich lokalen Membranverdickungen zwischen benachbarten Zellagen entsprechen und demnach durch eine Mittellamelle scharf voneinander getrennt sind. Wie nun Steinbrinck gezeigt hat, sind fast immer die Schrumpfungsachsen der beiden Membranlamellen gekreuzt, wodurch der zur hygroskopischen Krümmungsbewegung nötige Antagonismus der Innen- und Außenseite des Zahnes erreicht wird.

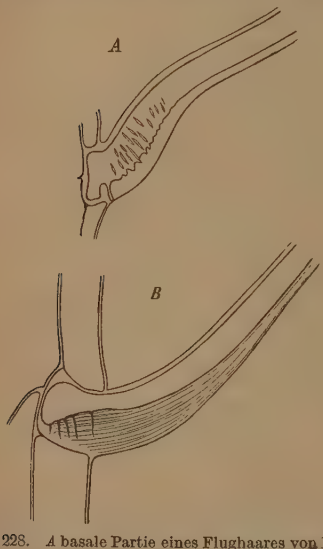


Fig. 228. *A* basale Partie eines Flughaares von Dryas Drummondi. *B* desgleichen von Anemone pulsatilla.

Auch die Flughaare verschiedener Samen und Früchte (Cynareen, Dryas octopetala, Anemone pulsatilla, Clematis) sind mit einem hygroskopischen Apparat ausgerüstet, der es ihnen ermöglicht, sich nach erfolgter Benetzung an ihrer Basis so zu krümmen, daß sie sich dicht an die Frucht, bzw. den Griffel oder den Pappusstrahl anlegen, während sie im trockenen Zustande gespreizt abstehen. An der Basis dieser Haare befindet sich eine mehr oder minder ausgedehnte hygroskopische Zone, wo die Wand auf der bei der Austrocknung konkav werdenden Seite »Querstruktur«, auf der konvex werdenden Seite »Steilstruktur« besitzt. Nicht selten läßt sich die Querstruktur, d. i. der quere Verlauf der Micellreihen, auf der beim Austrocknen sich stärker kontrahierenden Seite des Haares auch ohne optische Prüfung schon aus dem Vorhandensein querspaltenförmiger Tüpfel erschließen. Bei Dryas Drummondi, Anemone pulsatilla u. a. verstärkt die polsterförmige Wandverdickung auf der sich stärker ausdehnenden, bzw. zusammenziehenden Seite des Haares die Energie der Krümmungsbewegung (Fig. 228).

Wir gehen nunmehr zur Besprechung solcher Beispiele über, bei denen der Antagonismus der beiden Seiten des hygroskopischen Organes durch verschiedene Gewebe bewirkt wird.

Die Involukralblätter der Blütenköpfchen von Centaureaarten und anderer Compositen krümmen sich nach der Fruchtreife bei nassem Wetter nach einwärts, bei trockenem auswärts und bewirken so, daß die mit Flugapparaten versehenen Früchte nur bei trockenem Wetter verbreitet werden können. Nach Steinbrinck ist nun der Bau des dickwandigen Bewegungsgewebes eines Involukralblattes von Centaurea der folgende. Unter der Außenseite (beim Austrocknen die Konkavseite) findet man prosenchymatische Zellen mit quergestellten Tüpfeln; dies deutet nach dem oben Mitgeteilten an, daß die Quellungsintensität in der Längsrichtung größer ist, als in der Querrichtung; beim Austrocknen findet also in dieser Zone eine starke Kontraktion in der Längsrichtung statt. Dann folgt als zweite Zone eine Parenchymschicht mit weniger quellbaren, aber noch immer quergetüpfelten Wänden. Die dritte Zone weist gleichfalls Parenchym mit mäßig schiefen Tüpfeln auf, und als antagonistisches Gewebe der ersten Zone tritt unter der Innenseite des Blattes (beim Austrocknen die Konvexseite) wieder Prosenchymgewebe mit steil-schief- oder längsgetüpfelten Wänden auf. In der ersten und letzten Zone kreuzen sich also die längsten Quellungs- bzw. Schrumpfungsachsen, und da sich beim Austrocknen die erste Zone am stärksten, die letzte am wenigsten in der Längsrichtung kontrahiert, so tritt die entsprechende Krümmungsbewegung ein.

Ganz ähnlich sind die gleichfalls Längskrümmung zeigenden Klappen der Campanulakapsel konstruiert. Die äußerste Zone besteht aus quergetüpfelten Parenchymzellen, die mittlere Zone aus etwas längeren Zellen mit flach-schief angeordneten Tüpfeln, die dritte, innerste Zone aus Parenchymzellen mit steilschief- oder längsgetüpfelten Wänden.

Hierher gehören nach Steinbrinck auch die im trockenen Zustande einwärts gekrümmten Ästchen der bekannten Jerichorose (Anastatica hierochuntica), die mit Wasser benetzt sich auswärts krümmen. Die faserförmigen Bewegungszellen der morphologischen Oberseite der Ästchen sind quergetüpfelt, die Faserzellen der Unterseite dagegen steil-schief getüpfelt; also derselbe Antagonismus wie bei Centaurea usw.

In den soeben geschilderten Fällen sind die Zellen sämtlicher Zonen oder Schichten des Organs senkrecht zur Krümmungsachse in der Längsrichtung des Organs gestreckt. Der Antagonismus der beiden Seiten wird also nicht durch verschiedene Lagerung der die Krümmung bewirkenden Zellen, sondern lediglich durch entsprechende Unterschiede im micellaren Bau der Zellwände erzielt. Die Schrumpfungsachsen der Zellwände sind auf den beiden antagonistischen Seiten gekreuzt. Nun leuchtet ein, daß derselbe Effekt auch auf andere Weise, nämlich durch Kreuzung von Zellenzügen erreicht werden kann, deren Wände den gleichen micellaren Bau besitzen. Wenn z. B. in einem Längskrümmung zeigenden Organ die Zellen auf der Konkavseite quergestreckt, auf der Konvexseite dagegen längsgestreckt sind, wenn ferner auf beiden Seiten die Querschrumpfung der Zellwände ihre Längsschrumpfung übertrifft, die Zellwände also durchgehends steil-schief oder longitudinal verlaufende Micellarreihen (bzw. Tüpfel) besitzen, so wird beim Austrocknen eine Krümmung des Organs nach jener Seite eintreten müssen, auf der sich die quergestreckten Zellen befinden. Damit diese aber den Widerstand der längsgestreckten Zellen überwinden, müssen sie entweder eine dickere Schicht bilden oder stärker

quellungsfähig sein. — Dieses bereits von G. Kraus und Hildebrand beobachtete Prinzip der meist rechtwinkeligen Kreuzung antagonistischer Zellenzüge, das zu einer »gewebeartigen Struktur« der betreffenden Organe führt, ist zuerst von Steinbrinck als das »dynamische Bauprinzip« zahlreicher Trockenfrüchte erkannt worden, welche durch Aufspringen ihre Samen ausstreuen. Hierher gehören z. B. die Kapseln und Hülsen der Liliaceen, Rutaceen, Rhodoreen und Papilionaceen.

Die Klappen der meisten Papilionaceenhülsen scheinen sich beim Aufspringen schraubig einzurollen. Tatsächlich liegt bloß eine einfache Krümmung vor, wobei aber die Krümmungsachse schief zur Längsrichtung der Klappen orientiert ist. Die parallel zur Krümmungsachse gelagerten faserförmigen und dickwandigen Bewegungszellen auf der Innenseite der sich einrollenden Klappen schließen mit der Fruchtachse einen Winkel von 30—40° ein und bilden eine mehr oder minder dicke Gewebeschicht (Fig. 229 *b*). Das antagonistische Gewebe auf der Außenseite der Klappen wird von der dickwandigen Epidermis, zuweilen auch noch von einigen subepidermalen Zellagen gebildet (Fig. 229 e_1). Die Streckungsrichtung seiner Zellen schneidet jene der erstgenannten, eigentlichen Bewegungszellen nahezu rechtwinkelig. Bei den Papilionaceenhülsen wird aber dieser Schrumpfungsgegensatz zwischen der dickwandigen Epidermis der Außenseite und der aus faserförmigen Bewegungszellen bestehenden »Hartschicht« der Innenseite nach Steinbrinck und Zimmermann noch dadurch wesentlich unterstützt, daß innerhalb der Hartschicht die außen gelegenen Zellen ausgesprochene »Steilstruktur« mit längs oder steil-schräg verlaufenden Tüpfeln, bzw. Micellarreihen, besitzen, während die innen gelegenen Zellen »Flach- oder Querstruktur« mit annähernd quer gelagerten Tüpfeln, bzw. Micellarreihen aufweisen. Infolgedessen macht sich in der Hartschicht beim Austrocknen noch ein selbständiges Krümmungsbestreben im selben Sinne wie das durch die »gewebeartige Struktur« bewirkte, geltend. Es handelt sich hier also um eine Kombination beider Bewegungsmechanismen, die als »antagonistische Micellarstruktur« und »antagonistische Gewebestruktur« bezeichnet werden können. —

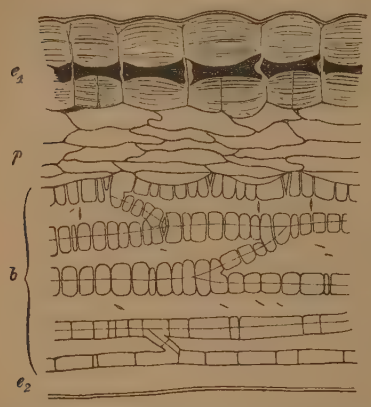


Fig. 229. Parallel zur Krümmungsachse geführter Querschnitt einer Hülsenklappe von Lathyrus latifolius. e_1 äußere Epidermis (Widerstandsgewebe). p dünnwandiges Parenchym. b dickwandiges Bewegungsgewebe. e_2 innere Epidermis.

Die hygroskopischen Torsionen der geknieten Grannen mancher Grasfrüchte und der Teilfruchtschwänze der meisten Geraniaceen bewirken, daß sich die mit steifen, nach rückwärts gerichteten Borsten versehenen Früchte allmählich in den Boden einbohren. Die Mechanik dieser Torsionen ist namentlich von Fr. Darwin und A. Zimmermann genauer studiert worden. Von diesen Forschern wurde gefunden, daß die drehende Kraft bei den Grasgrannen in

den einzelnen Bastzellen zu suchen sei, aus denen diese Organe der Hauptsache nach bestehen. Nach Zimmermann sind dabei lediglich die äußeren Bastzellen beteiligt, deren Micellarreihen, wie auch sonst, linksläufige Spiralen vorstellen, wogegen die inneren Stereiden, welche kein aktives Torsionsbestreben besitzen, nur durch ihre starke Kontraktion beim Austrocknen verstärkend auf die Drehung einwirken. Isoliert man jene nach außen gelegenen Bastzellen durch Anwendung von Kalilauge, die zugleich eine starke Quellung der Zellwände bewirkt, so tritt eine unter dem Mikroskop leicht zu beobachtende starke Drehung der Zellen nach rechts ein, während beim Austrocknen eine Linksdrehung erfolgt. Der ganze Torsionsmechanismus beruht also der Hauptsache nach wieder darauf, daß von den tangentialen Quellungsintensitäten diejenige senkrecht zur Richtung der linksläufigen Micellarreihen die stärkere ist, und die parallel zu dieser Richtung auftretende Quellung die schwächere.

B. Die Kohäsionsmechanismen[5]).

Während die hygroskopischen Mechanismen ausschließlich auf den Imbibitionsverhältnissen der Zellmembranen beruhen, handelt es sich bei den von Steinbrinck, Schrodt und Kamerling u. a. untersuchten »Kohäsionsmechanismen« um Vorgänge, die von dem im Zellumen enthaltenen »Füllwasser« der Bewegungszellen verursacht werden. Die Zellmembranen sind dabei nur insofern beteiligt, als sie eine passive Deformierung erleiden, die mit Spannungszuständen verknüpft sein können.

Das Wesen eines Kohäsionsmechanismus besteht in folgendem: Wenn das Füllwasser der Bewegungszelle zu verdunsten beginnt, zieht es, sein Volum verringernd, die ihm adhärierenden dünneren Zellwände nach innen. Dieser Zug beruht auf der sehr bedeutenden Kohäsion des Füllwassers. Er ist so groß, daß auch die verdickten Wandungsteile, wenn solche vorhanden, eine entsprechende Deformierung erleiden und dadurch in einen Zustand der Spannung versetzt werden. Wenn schließlich bei fortgesetzter Verdunstung des Füllwassers die Zellmembran einer weiteren Einsaugung, bzw. Verbiegung Widerstand leistet, so wird die Kohäsion des Füllwassers überwunden; es zerreißt (oder löst sich vielleicht auch von der Wand ab), und im Lumen der Zelle entsteht momentan ein nahezu luftleerer Raum; da die trockene Zellmembran für Luft höchstwahrscheinlich fast ganz impermeabel ist, so kann sich der luftleere Raum längere Zeit erhalten. Bei Wasserzutritt verschwindet er rasch wieder, da ja die Wand für Wasser durchlässig ist; auf diese Weise kann sich der ganze Vorgang aufs neue abspielen.

Der primäre Bewegungsvorgang beruht auf der starken Einbiegung der dünneren Wandpartien, während die dickeren weniger stark verbogen werden. Diese Bewegung verläuft natürlich allmählich in dem Maß, als das Füllwasser verdunstet. Ist schließlich seine Kohäsion überwunden, so können die Zellwände in ihrem Deformationszustande verharren — worauf dies beruht, ist noch nicht ganz aufgeklärt —, gewöhnlich aber kommt jetzt die Elastizität der stark gespannten verdickten Wandpartien zur Geltung, und im Moment, als das Füllwasser zerreißt, findet die plötzliche Entspannung statt. Dies führt zu einer plötzlichen, d. h. ruckweisen sekundären Bewegung.

Das beststudierte Beispiel eines Kohäsionsmechanismus ist das Farnsporangium. Die einschichtige Wand des Sporangiums ist bei den Polypodiaceen mit einem über den Rücken und Scheitel bis zur Mitte der Bauchwand reichenden Ring oder Annulus versehen, d. i. einer Zellreihe, deren Innen- und Seitenwände stark verdickt sind, während die Außenwände zart bleiben (Fig. 230 *A*). Wenn nun die Verdunstung des Füllwassers der Ringzellen beginnt, so werden infolge seines Kohäsionszuges die zarten Außenwände stark eingestülpt und die verdickten Seitenwände mit ihren Außenkanten einander genähert. Indem sich demnach der Ring zu strecken sucht, bewirkt er durch Aufreißen das Öffnen der Kapsel. Bei fortschreitender Verdunstung des Füllwassers krümmt sich der Ring oft weit nach rückwärts, so daß die frühere

Fig. 230. Kohäsionsmechanismus des Sporangiums von Pteris sp. *A* geschlossenes Sporangium. *B* geöffnetes Sporangium mit zurückgekrümmtem Annulus, kurz vor der Schnellbewegung. *C* entleertes Sporangium nach der Schnellbewegung.

Konvexseite — die Außenseite mit den zarten Zellwänden — zur Konkavseite wird (Fig. 230 *B*). Diese primäre Bewegung vollzieht sich ganz allmählich. Wenn nun die Einstülpung der Außenwände und die Annäherung der Außenkanten der Seitenwände, bzw. ihre Verbiegung ihren höchsten Grad erreicht haben, und somit auch ihre elastische Spannung am größten geworden ist, so kann bei fortschreitender Verdunstung die Kohäsion des Füllwassers diesen elastischen Widerständen nicht mehr das Gleichgewicht halten; es reißt plötzlich, der Kohäsionszug hört momentan auf, und die gespannten Außen- und Seitenwände schnellen elastisch zurück. Der ganze Ring krümmt sich mit einem Ruck und mit bedeutender Kraft wieder rückwärts. Indem er dabei auf seine Unterlage schlägt, wird das ganze Sporangium empor- oder zur Seite geschleudert. Das ist das »Springen« des Sporangiums, die sekundäre plötzliche Bewegung, die zur Ausstreuung der Sporen führt. Ein wiederholtes Springen findet statt, wenn nicht in allen Zellen des Ringes die Kohäsion des Füllwassers gleichzeitig überwunden wird.

Bei den Hymenophyllaceen und Cyatheaceen besitzen die Sporangien einen vollständigen, schief über den Scheitel verlaufenden Ring; die Mechanik seiner Bewegungen ist dieselbe wie bei den Polypodiaceen. Betreffs der Konstruktionsvariationen der übrigen Pteridophytensporangien muß auf die Arbeiten von Leclerc du Sablon, Goebel, Steinbrinck und Ursprung verwiesen werden. Nach letzterem Autor kommen in manchen Fällen auch hygroskopische Mechanismen zur Geltung.

Im Anschluß an die Sporangien der Pteridophyten ist nunmehr auf den Öffnungsmechanismus der Antheren einzugehen, um dessen Aufhellung sich zahlreiche Forscher bemüht haben[6]). Jede der zwei Pollensäcke enthaltenden Antherenhälften öffnet sich in der Regel durch einen Längsspalt, worauf die Antherenwand sich beiderseits klappig zurückkrümmt und so den Pollen heraustreten läßt. Bei Benetzung mit Wasser tritt wieder die entgegengesetzte Krümmung ein. Der die Klappen bildende Teil der Antherenwand besitzt unter der beim Öffnen keine aktive Rolle spielenden Epidermis eine mit charakteristischen Wandverdickungen versehene Zellschicht, die sog. Faserschicht, die allein das Bewegungsgewebe der Klappen vorstellt. Der Verlauf der faserförmigen Wandverdickungen ist gewöhnlich der, »daß sie über die Radialwände hinweg von außen nach innen ziehen, sich auf der Innenwand sternförmig durchkreuzen, netzförmig vereinigen, parallel zueinander streichen, oder zu einer kontinuierlichen Platte verschmelzen, die Außenwand dagegen freilassen« (Steinbrinck) (Fig. 231).

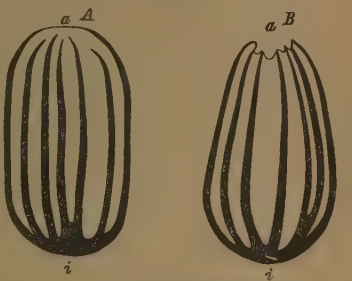


Fig. 231. Isolierte Zellen der Faserschicht in den Antherenwänden von Lilium candidum (halbschematisch). *A* im befeuchteten, *B* im ausgetrockneten Zustand; *a* Außenwand, *i* Innenwand. (Nach Steinbrinck.)

Die beiden antagonistischen Seiten der Faserschicht, die Außenwände einerseits, die Innenwände andererseits, sind also mechanisch ungleich ausgerüstet: die letzteren besitzen aussteifende Membranverdickungen, die ersteren nicht.

Seit Meyen und Purkinje ist bis auf die Gegenwart lebhaft darüber diskutiert worden, ob die Faserschicht der Antherenklappen ein hygroskopischer oder ein Kohäsionsmechanismus ist. Die älteren Forscher, die Kohäsionsmechanismen noch nicht kannten, sind natürlich für die hygroskopische Natur der Bewegung eingetreten und ihnen haben sich auch spätere Forscher, wie Schwendener, Colling, Schneider und Schips, angeschlossen. In bezug auf die Art und Weise, wie dieser hygroskopische Mechanismus wirken soll, sind zwei verschiedene Ansichten aufgestellt worden. Nach der von Leclerc du Sablon begründeten Auffassung kontrahieren sich die Radialwände beim Austrocknen in der Querrichtung, die zarten Außenwände werden stärker verbogen, als die mit Aussteifungen versehenen Innenwände, und so muß notwendigerweise eine Auswärtskrümmung der Klappe erfolgen. Der aktive Teil des Mechanismus liegt nach dieser Auffassung in den unverdickten Partien der Radialwände der Faserschicht. Die zweite, ältere Ansicht, die schon von Pur-

kinje, Meyen, Chatin und Schinz vertreten und neuerdings wieder von J. M. Schneider aufgegriffen wurde, lautet dahin, daß vor allem die Verdickungsfasern die Bewegungen der Antherenklappen bedingen; die Innenseite der Faserbögen soll stärker hygroskopisch sein als die Außenseite, so daß sie sich beim Vertrocknen noch mehr krümmen.

Im Gegensatze zu den genannten Forschern rechnen Kamerling und im Anschluß an diesen Steinbrinck und Hannig die Faserschicht der Antherenklappen zu den Kohäsionsmechanismen. Die Funktion der Faserzellen ist dann im wesentlichen dieselbe wie die der Annuluszellen der Farnsporangien.

Es leuchtet ein, daß bei der Entscheidung der Frage, ob in den Antherenklappen ein hygroskopischer oder ein Kohäsionsmechanismus vorliegt, vor allem festzustellen ist, ob die Öffnungsbewegung der Klappen erst einsetzt, wenn die Flüssigkeit aus dem Lumen der Faserzellen verschwunden ist und die Austrocknung der Zellwände ihren Anfang nimmt, oder ob die Faserzellen zu Beginn der Öffnungsbewegung und während derselben mit Wasser gefüllt sind. Diese Frage ist nicht leicht zu beantworten. Während die Gegner der Kohäsionstheorie behaupten, daß die Faserzellen zu Beginn der Bewegung mit Luft gefüllt sind, wird von ihren Anhängern das Gegenteil, das Gefülltsein der Zellen mit Wasser, angenommen. In der Tat geht aus den Beobachtungen Steinbrincks und namentlich Hannigs bestimmt hervor, daß die letztere Annahme die richtige ist. Die intakten Zellen der Antherenquerschnitte, an denen die Beobachtungen angestellt werden, sind zu Beginn der Bewegung stets mit Wasser gefüllt, nur die verletzten Zellen der Schnittflächen enthalten Luftblasen. Auch treten in den dünnen Wandpartien der Faserzellen bei der Auswärtskrümmung der Antherenklappen Falten auf, was gleichfalls zugunsten der Kohäsionstheorie spricht.

Und doch liegt, wie ich in der 4. Auflage dieses Buches zeigen konnte und von Hannig bestätigt wurde, in der Faserschicht der Antherenklappen auch ein hygroskopischer Mechanismus vor. Wenn man nämlich Querschnitte durch lufttrockene Antheren von Tulipa Gesneriana und Fritillaria imperialis in der feuchten Kammer mikroskopisch beobachtet, so sieht man, daß die sich gerade gestreckten unbenetzten Antherenklappen alsbald einzukrümmen beginnen. Entfernt man nun die feuchte Kammer vom Objektträger, so beginnt in der trockenen Luft sehr bald die Auswärtskrümmung, d. i. die Öffnungsbewegung der Klappen. Allerdings schreitet diese Bewegung nicht bis zur vollständigen Auswärtskrümmung, bzw. Geradestreckung der Klappen vor. Wie aus der dauernd schwarzen Färbung der Klappenquerschnitte hervorgeht, sind sämtliche Zellen bei der Ein- und Auswärtskrümmung mit Luft gefüllt. An der rein hygroskopischen Natur der partiellen Öffnungsbewegung ist also nicht zu zweifeln. Nach Hannig tritt sogar beim bloßen Anhauchen sehr dünner trockener Schnitte eine geringe Schließbewegung ein, die sich in trockener Luft wieder ausgleicht.

Die Faserschicht der untersuchten Antherenklappen repräsentiert demnach sowohl einen Kohäsions- wie auch einen hygroskopischen Mechanismus. Natürlich können nicht beiderlei Mechanismen gleichzeitig in Aktion treten. Die primäre Öffnungsbewegung beruht zweifellos auf dem Kohäsionszug in den Zellen der Faserschicht und das gleiche wird immer wieder eintreten, wenn

nach wiederholter Benetzung mit Wasser die Auswärtskrümmung der Klappen sich ebensooft erneuert. Aber auch bloße Feuchtigkeitsschwankungen der Atmosphäre werden ein partielles Ein- und Auskrümmen der Klappen zufolge der hygroskopischen Eigenschaften der Faserzellen bewirken können. Doch spielen diese Bewegungen hinsichtlich ihrer ökologischen Bedeutung für die Pollenentleerung wohl in den meisten Fällen lange nicht jene wichtige Rolle, wie die durch den Kohäsionsmechanismus hervorgerufenen Krümmungen.

Anordnung und Verlauf der Verdickungsleisten der Faserschicht stehen mit beiderlei Arten der Krümmungsmechanik im Einklang.

Ein schönes Beispiel eines Kohäsionsmechanismus sind nach Kamerling auch die Elateren der Lebermooskapseln, wie sie in typischer Weise bei den meisten Jungermanniaceen und Marchantiaceen entwickelt sind. Die Elateren sind sterile Zellen von langgestreckt spindelförmiger Gestalt, die in der Kapsel neben den Sporen gebildet werden und nach dem Öffnen der Kapsel durch ihre ruckweisen Bewegungen die Auflockerung und das Wegschleudern der Sporen bewerkstelligen. Die zarte Zellwand jeder Elatere ist mit zwei parallel verlaufenden spiraligen Verdickungsfasern ausgerüstet. Werden beim Verdunsten des Füllwassers die zarten Wandungsstreifen zwischen den Spiralfasern durch den Kohäsionszug des Wassers eingestülpt, so wird der Krümmungsradius der Spiralwindungen kleiner, die Anzahl der Windungen größer: die Spiralen wickeln sich unter Drehung der Elatere auf. Sie werden dabei wie eine Uhrfeder gespannt. Wenn dann schließlich die Kohäsion des Füllwassers überwunden wird, dann springen die federnden Spiralfasern in ihre ursprüngliche Gleichgewichtslage zurück. —

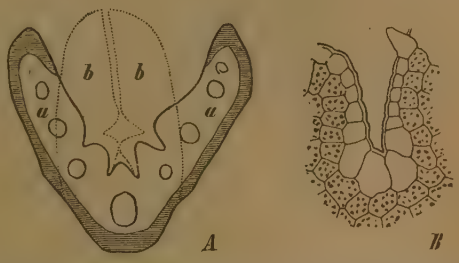


Fig. 232. *A* Blattquerschnitt von Festuca glauca; *a a* im geöffneten, *b b* im geschlossenen Zustande; subepidermaler Bastbeleg schraffiert. *B* Querschnitt durch eine Längsrinne des Blattes von Festuca glauca. Im Grunde der Rinne die großen Epidermiszellen. (Nach Tschirch.)

Auch im Bereich der Vegetationsorgane kommen Kohäsionsmechanismen vor. Die Laubblätter verschiedener Gräser, die auf trockenen Standorten leben (Steppengräser), besitzen die Fähigkeit, sich bei eintretender Trockenheit seitlich zusammenzulegen (Fig. 232) oder einzurollen und sich derart gegen zu großen Wasserverlust zu schützen. Auf ihrer Oberseite sind diese einrollbaren Grasblätter durch Längsrinnen gefurcht, auf deren Grund sich die Epidermiszellen durch eine beträchtliche Größe und Höhe und durch zarte biegsame Zellwände auszeichnen. Auf der Unterseite treten subepidermale Bastbänder oder Bastrippen auf (Fig. 232 *A*). In bezug auf die Mechanik der Einrollung sind verschiedene Ansichten geäußert worden. Duval-Jouve war der Meinung, daß sich die großen Epidermiszellen am Grund der Längsrinnen bei starker Transpiration infolge sinkenden Turgors kontrahieren und so die Einrollung des Blattes bewirken. Tschirch dagegen verlegte den Sitz des Einrollungsmechanismus in die Bastbelege der Blattunterseite, indem er annahm, daß die inneren

Bastzellschichten stärker quellbar seien, als die äußeren und demnach beim Trocknen sich stärker zusammenziehen. Nach Steinbrinck handelt es sich aber um einen Kohäsionsmechanismus, der zunächst in den großen Epidermiszellen der Blattrinnen und im Chlorophyllparenchym, dann aber auch in den inneren weitlumigen Bastzellschichten seinen Sitz hat. Die Erklärung Steinbrincks scheint mir die plausibelste zu sein. —

In bezug auf die Frage, ob dieser oder jener Bewegungsmechanismus als Imbibitions- oder als Kohäsionsmechanismus aufzufassen sei, herrschen gegenwärtig noch manche Meinungsverschiedenheiten. Es rührt dies nicht nur davon her, daß das Wesen der Kohäsionsmechanismen noch nicht lange bekannt ist; noch zwei andere Umstände erschweren die Erkennung des wahren Sachverhaltes: erstens kann eine bestimmte anatomische Einrichtung zuerst als Kohäsions- und später als Imbibitionsmechanismus fungieren, wie dies zweifelsohne bei vielen Farnsporangien und Antheren der Fall ist; und zweitens sind die gleichen Organe nahe verwandter Pflanzen nicht selten mit verschiedenen Bewegungsmechanismen ausgerüstet. Auf diese beiden Umstände werden künftige Untersuchungen immer Rücksicht zu nehmen haben.

C. Die lebenden Bewegungsgewebe.

Als erste Gruppe von Bewegungserscheinungen, bei denen lebende Gewebe eine aktive Rolle spielen, können die mannigfachen Öffnungs- und Schleuderbewegungen zusammengefaßt werden, die an Blüten und Früchten auftreten und auf der plötzlichen Ausgleichung von Gewebe- und Turgorspannungen beruhen. Hierher gehören die zum Ausschleudern des Pollens bestimmten schnellenden Bewegungen der Staubblätter von Parietaria, Urtica und anderen Urticaceen, Atriplex, Spinacia u. a., des Gynostemiums von Stylidium adnatum[7]), des Stielchens (Stipes) in den Blüten der Orchideengattungen Catasetum und Mormodes, welches die Pollinarien mit der Klebscheibe des Rostellums verbindet[8]), des Schiffchens der Blüte von Indigofera usw.; ferner die das Ausstreuen der Samen bewirkenden Bewegungen der Fruchtklappen von Impatiensarten, Cardamine hirsuta, Cyclanthera explodens u. a. Das Habituelle aller dieser Schleuderbewegungen, sowie ihr gröberer Mechanismus sind im allgemeinen hinlänglich bekannt. Die anatomisch-physiologische Seite des Gegenstandes harrt aber noch einer gründlichen Bearbeitung, wenn auch einzelne Beispiele schon genauer bekannt sind.

Bei der Spritzgurke (Ecballium Elaterium)[9]) hängt die olivenförmige Frucht an einem oben umgebogenen Stiele nach abwärts. Wenn sie reif ist und gelblich wird, löst sich der Fruchtstiel, der halbkugelförmig in das Innere der Frucht hineinragt, vermittels eines Trennungsgewebes von der Fruchtwand los und wird bei leiser Berührung oder schließlich auch spontan aus der Frucht wie der Kork aus einer Champagnerflasche herausgeschleudert. In diesem Augenblicke kontrahiert sich die Fruchtwand und spritzt den flüssigen Inhalt der Frucht samt den Samen mit großer Gewalt heraus. Die Mechanik dieses Vorganges ist, nachdem sich schon Hildebrand und Roze mit ihm beschäftigt hatten, in neuerer Zeit von Jost und besonders von v. Guttenberg klargelegt worden. In der Fruchtwand tritt unter der Epidermis zunächst zartwandiges

Chlorophyllparenchym auf, dem in ca. 2,5 mm dicker Schicht das Bewegungsgewebe folgt, das aus dickwandigen, auf Querschnitten länglich ovalen Zellen besteht, die zahlreiche Interzellularen zwischen sich frei lassen. An den verdickten Zellwänden bestehen nur die Innenhäutchen aus relativ reiner Zellulose, die übrigen Innenschichten zeigen die für Pektinstoffe beschriebenen Farbenreaktionen. Sie sind in hohem Maße elastisch. Im Innern der Frucht findet sich als Schwellgewebe ein großzelliges, glasartig durchsichtiges Parenchym mit zarten Zellwänden, in dessen Zellsaft als osmotisch wirksame Substanz reichlich Zucker und ein Glykosid, das Elaterinid, gelöst sind; v. Guttenberg hat den osmotischen Druck dieses stark turgeszierenden Gewebes auf 27 Atmosphären berechnet. Es spannt und dehnt natürlich die elastische Fruchtwand, die ihrerseits sich zusammenzuziehen sucht und einen Druck auf das Schwellgewebe ausübt. Wenn das Fruchtstielende sich abgelöst hat, kontrahiert sich die Fruchtwand mit ihrem Bewegungsgewebe plötzlich um 11—14 % ihrer Länge und 16—17 % ihrer Breite, so daß das Schwellgewebe, dessen Wände zerreißen, mitsamt den Samen herausgespritzt wird. Der Schleudermechanismus der Spritzgurken wiederholt so im großen den Mechanismus des Ascus eines sporenausschleudernden Ascomyceten.

Die reife Kapsel der Impatiensarten[10]) springt bei leiser Berührung mit fünf Klappen auf, die sich plötzlich spiralig einrollen und dabei die Samen fortschleudern. Die Klappen besitzen nach Hildebrand und Eichholz eine äußere Epidermis, die quergestreckte Zellen aufweist, und darunter das Schwellparenchym, dessen Zellen von quertafelförmiger Gestalt sind, so daß sie auf radialen Längsschnitten durch die Klappe an Palisadenzellen erinnern. Ihre Wände sind nach Eichholz sehr dehnbar; im turgeszenten Zustand des Gewebes beträgt die Dehnung 17—20 %. Auf der Innenseite der Klappen befindet sich als antagonistisches Gewebe die sog. Faserschicht, wozu auch die Epidermis gehört. Sie besteht aus 2—4 Zellagen. Die Zellen sind längsgestreckt, ihre tangentialen Wände etwas verdickt. Vor dem Aufspringen ist das Schwellparenchym stark positiv gespannt, d. h. in longitudinaler Richtung zusammengedrückt, die Faserschicht dagegen ist negativ gespannt, d. h. einer longitudinalen Zugspannung unterworfen. Wenn sich die Klappen isolieren, kommt das Abrundungsbestreben der Zellen des Schwellparenchyms zur Geltung, dasselbe verlängert sich plötzlich; da aber die antagonistische Faserschicht sich longitudinal zu kontrahieren strebt, kann sich die Klappe nicht in gerader Richtung verlängern, sondern muß sich spiralig einrollen; die Mechanik der Schleuderbewegung beruht also auf Gewebespannung. Versucht man die Klappe zurückzubiegen, so bricht sie infolge ihrer starken Turgeszenz entzwei; plasmolysiert man sie vorher, so kann man sie widerstandslos zurückkrümmen.

Eine zweite Gruppe hierher gehöriger Bewegungserscheinungen umfaßt jene mannigfaltigen Krümmungsvorgänge, die meist durch ungleichseitiges Wachstum der betreffenden Organe zustande kommen, ohne daß aber dieses Wachstum von eigens hierzu bestimmten Bewegungsorganen, bzw. Bewegungsgeweben vollzogen würde. Die Krümmung wird lediglich von der eben im Längenwachstum begriffenen Zone des betreffenden Pflanzenteiles ausgeführt. Diese Wachstumskrümmungen können spontan sein und sind dann »Nutationen«, oder sie werden durch äußere Reize ausgelöst, wie die

geotropischen, heliotropischen, hydrotropischen und sonstigen tropistischen Bewegungen, soweit sie überhaupt hierher gehören. — Auf diese Gruppe von Wachstumsbewegungen ist hier nicht einzugehen, da ihre Ausführung nur als eine Nebenfunktion von meist parenchymatischen Geweben aufzufassen ist, deren Hauptfunktion in anderen Leistungen besteht.

In der dritten Gruppe endlich ist die Ausführung der betreffenden Bewegungen, mögen sie nun durch ungleichseitiges Wachstum, durch Turgorschwankungen (Variationsbewegungen) oder sonstwie zustande kommen, besonderen Bewegungsgeweben übertragen, die häufig in eigens differenzierten Bewegungsorganen auftreten. Auch hier handelt es sich fast immer um Krümmungsbewegungen, die wieder teils spontan sind, teils den Charakter von Reizbewegungen zeigen.

Zunächst möge nun eine Anzahl solcher Fälle besprochen werden, in denen die Bewegungsgewebe nicht an eigene Bewegungsorgane gebunden sind. Hierher gehören zunächst die für mechanische Reize empfindlichen Staubblätter[11]), Griffel und Narbenlappen. Die Bewegungsmechanik besteht im wesentlichen darin, daß sich die gereizten Bewegungsgewebe der Länge nach stark kontrahieren.

Bei Centaurea und anderen Cynareen verkürzen sich die im ungereizten Zustande nach außen gebogenen Filamente der fünf Staubblätter bei einer Berührung um 10—25%, wobei die Krümmung ausgeglichen und die Antherenröhre herabgezogen wird. Der in letzterer enthaltene Pollen tritt, da er vom Kranz der Fegehaare am Griffel zurückgehalten wird, oben aus der Antherenröhre hervor und kann nun an dem Insekt, das den Stoßreiz auf die Staubfäden ausgeübt hat, hängen bleiben. Dies ist der ökologische Zweck der Reizbewegung der Filamente. Wie Pfeffer gezeigt hat, beruht die Kontraktion des Filamentes darauf, daß die zwischen dem zentralen Gefäßbündel und der Epidermis befindlichen Parenchymzellen, die das Bewegungsgewebe repräsentieren, infolge des Stoßreizes eine plötzliche Turgorsenkung erfahren. Die durch die Turgorkraft elastisch gedehnten Längswände kontrahieren sich nunmehr nach Maßgabe dieser Senkung. Das Filament verkürzt sich. Da sich dabei das Volumen des Staubfadens bedeutend verringert, so muß während der Kontraktion Zellsaft aus den gereizten Zellen in die zahlreich vorhandenen Interzellularräume austreten. Ob die Turgorsenkung auf einer durch den Reiz veranlaßten plötzlichen Senkung der osmotischen Leistungsfähigkeit des Zellinhaltes beruht, oder ob infolge des Reizes die Durchlässigkeit der Hautschicht des Protoplasten für den Zellsaft und die in ihm gelösten osmotisch wirksamen Stoffe zunimmt, ist noch nicht festgestellt. Pfeffer hält ersteres für wahrscheinlicher.

Der Bau des Bewegungsgewebes der Filamente ist bei Centaurea jacea im turgorlosen Zustande der folgende: Zwischen der mit dicken, vorgewölbten Außenwänden versehenen Epidermis und dem zarten zentralen Gefäßbündel sieht man auf dem Querschnitt ein ziemlich dickwandiges Parenchymgewebe[12]), das zahlreiche enge und weite Interzellularräume aufweist (Fig. 233 *A*). Auf dem Längsschnitt zeigt sich, daß bloß die Längswände der gestreckten Bewegungszellen verdickt und mit zahlreichen querspaltenförmigen Tüpfeln versehen sind. Man wird daraus folgern dürfen, daß auch die Micellarreihen quer ver-

laufen, daß also der Dehnungswiderstand der Membranen in darauf senkrechter Richtung, d. i. parallel zur Längsachse des Filamentes, in der dieses durch die Turgorkraft so stark gedehnt wird, am schwächsten ist. An den Tüpfelschließhäuten haftet der dicke Plasmabeleg besonders fest, was auf das Vorhandensein von Plasmaverbindungen hinweist. Auch an den an die Interzellularen grenzenden Wandungsteilen treten einzelne seichte Tüpfel mit stark abgeflachten Rändern auf; ob sie bei der Ausstoßung von Zellsaft in die Interzellularen eine Rolle spielen, ist fraglich. Die zarten Querwände der Bewegungszellen sind glatt und ungetüpfelt. Der Plasmaschlauch löst sich von ihnen mit Leichtigkeit los. Längs- und Querwände zeigen die bekannten Zellulosereaktionen. Die Protoplasten sind mächtig entwickelt, die Zellkerne relativ groß und mit auffallend großen Kernkörperchen versehen.

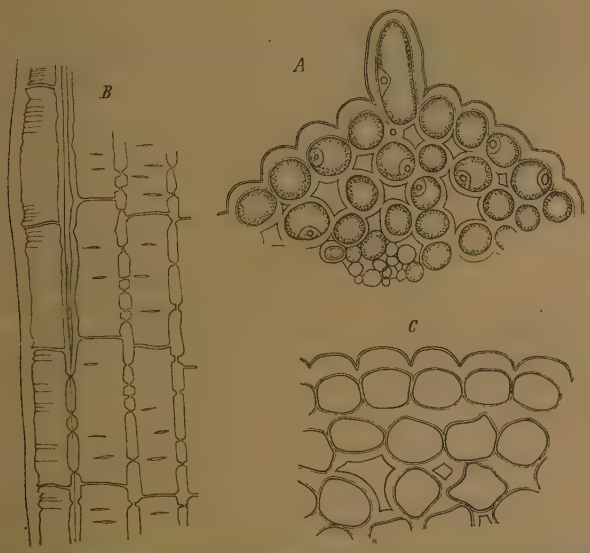


Fig. 233. *A* Teil eines Querschnittes durch ein Filament von Centaurea jacea; zwischen den Zellen des Bewegungsgewebes zahlreiche Interzellularräume. *B* peripherer Teil eines Längsschnittes durch das Filament von C. jacea. *C* Teil eines Querschnittes durch ein Filament von C. montana. (Alkoholmaterial.)

Die ziemlich starke Verdickung der Längswände des Bewegungsgewebes erfordert behufs ihrer elastischen Dehnung natürlich einen höheren osmotischen Kraftaufwand, einen stärkeren Turgor, als wenn die zu dehnenden Wandungen zart wären. Dafür erfolgt aber dementsprechend die Kontraktion nach erfolgter Reizung, bzw. Turgorsenkung, mit größerer Energie, so daß Widerstände beim Herabziehen der Antherenröhre leichter überwunden werden. Ein solcher Widerstand ergibt sich aber aus der Reibung der Innenwand der Antherenröhre an den Pollenmassen, mit denen sie vollgepfropft ist, und die durch den Kranz von Fegehaaren am Griffel verhindert werden, dem Zug der Antherenröhre zu folgen.

Bei Centaurea Cyanus sind die Längswände der Bewegungszellen noch etwas stärker verdickt, als bei C. jacea. Die stärksten Wandverdickungen fand ich bei C. montana, deren Bewegungsgewebe auf dem Querschnitt lebhaft an typisches Kollenchym erinnert (Fig. 233 *C*).

Auch die reizbaren Staubfäden von Berberis vulgaris, Mahonia aquifolium, Opuntia vulgaris besitzen ein mehr oder minder dickwandiges, an Kollenchym erinnerndes Bewegungsgewebe, mit engen (Berberis) oder weiteren (Opuntia) Interzellularräumen. Zarte Staubfäden, wie z. B. die von Portulaca grandiflora, Abutilon striatum, Helianthemum vulgare, besitzen dagegen ein dünnwandiges Bewegungsgewebe. Bei Berberis, dessen Staubblätter sich bloß einseitig, gegen die Narbe zu, krümmen können, liegt das Bewegungsgewebe unter dem papillösen Sinnesepithel der Oberseite des Filamentes, d. i. der Konkavseite. Sonst nimmt es gewöhnlich ringsum den ganzen Zwischenraum zwischen der Epidermis, bzw. dem Sinnesepithel und dem zentralen Gefäßbündel ein.

Die Reizung des Bewegungsgewebes erfolgt entweder indirekt, durch Vermittelung von Perzeptionsorganen, wie bei Berberis, Opuntia, Portulaca, Abutilon, oder direkt durch Zug oder Druck; namentlich ist es ein longitudinaler Zug, der häufig auch dann als direkte Reizursache wirkt und die Kontraktionsbewegung auslöst, wenn diese unter normalen Verhältnissen durch die Reizung von Perzeptionsorganen veranlaßt wird.

Ob die Mechanik des Bewegungsvorganges bei allen reizbaren Staubblättern und den sich ähnlich verhaltenden reizbaren Griffeln (Arctotis) und Narbenlappen (Goldfußia, Mimulus und andere Scrophulariaceen, einige Bignoniaceen) dieselbe ist wie bei Centaurea, ist zweifelhaft. Bei dem Umstande, daß das Bewegungsvermögen reizbarer Staubblätter, Griffel und Narben in jeder einzelnen Familie sicher eine phylogenetisch selbständige Erwerbung ist, muß es vielmehr schon von vornherein als wahrscheinlich betrachtet werden, daß jene Mechanik eine verschiedenartige sein wird. Auch Pfeffer spricht sich nachdrücklich in diesem Sinne aus. Es ist demnach keineswegs ausgemacht, daß die Kontraktion des Bewegungsgewebes immer auf Turgorsenkung durch Herabsetzung des osmotischen Druckes beruht, wie bei Centaurea. Eine Turgorverminderung könnte auch durch aktive Kontraktion der Protoplasten zustande kommen. Ja im Hinblick auf manche sehr dickwandige aktive Bewegungsgewebe ist auch die Möglichkeit nicht außer acht zu lassen, daß die lebenden Zellwände selbst reizbar und kontraktil sind, in ähnlicher Weise etwa, wie die glatten Muskelfasern. Schon Hofmeister und später Nägeli und Schwendener haben solches angenommen.

Für die Ranken[13]) verschiedener Pflanzen (Arten der Cucurbitaceen, Passifloreen, Papilionaceen, Vitaceen) ist der Hauptsache nach bereits von Sachs und de Vries, später dann in genauer Weise von Fitting der Nachweis erbracht worden, daß ihre Krümmungsbewegung nach Kontaktreizen auf einer Wachstumsbeschleunigung der Konvexseite beruht. Eine nennenswerte Verkürzung der Konkavseite hat Fitting nicht beobachtet. Dieser Krümmungsmechanik entsprechend ist ein besonderes Bewegungsgewebe in den Ranken dieser Pflanzen nicht vorhanden. Bei den untersuchten Sapindaceen (Urvillea ferruginea u. a.) dagegen wird die Reizkrümmung der »Uhrfederranken« nach Ricca durch eine starke Kontraktion der Konkavseite bewirkt, die Bewegungs-

mechanik gleicht also der vieler reizbarer Staubblätter. Dementsprechend habe ich schon früher bei Urvillea ferruginea ein eigenes Bewegungsgewebe aufgefunden. Die Ranken dieser Sapindacee sind ausgesprochen dorsiventral gebaut, senkrecht zur Einrollungsebene abgeplattet (Fig. 234). Auf Querschnitten fällt zunächst die stark exzentrische Lage des der Oberseite (der späteren Konvexseite) genäherten, gleichfalls stark abgeflachten Stereomringes (Fig. 234 *A*, *m*) auf, dessen Elemente, wenn die Ranke für Berührungsreize empfindlich wird, erst in Entwickelung begriffen sind. Auf der der reizbaren Unterseite zugekehrten Seite liegen dem Stereomringe die kleinen Gefäßbündel an. Zwischen der Epidermis der Oberseite und dem Stereomringe befinden sich einige Lagen von Rindenparenchym, während auf der Unterseite zwischen der Epidermis, bzw. dem Sinnesepithel und der Gefäßbündelplatte das mächtig entwickelte Bewegungsgewebe auftritt. Es besteht aus langgestreckten, farblosen, nur unter der Epidermis etwas chlorophyllhaltigen Zellen mit eigentümlich verdickten Wandungen (Fig. 234 *B*). An die Mittellamellen, die anscheinend stark quellungsfähig und namentlich in den Zellecken stark entwickelt sind, grenzen die scharf differenzierten, stark lichtbrechenden sekundären Membranlamellen, die sich mit Chlorzinkjod blau färben, während die Mittellamellen farblos bleiben. Der Bau dieses Bewegungsgewebes ist also ein ähnlicher, wie der mancher Staubblätter. Daß es tatsächlich durch seine Kontraktion die Reizkrümmung der Ranke bewirkt, geht schon daraus hervor, daß es den weitaus größten Teil des Rankenquerschnittes auf der sensibeln, sich kontrahierenden Seite einnimmt. Es ist kein anderes Gewebe vorhanden, dem die zur Krümmung führende Kontraktionsarbeit zugemutet werden könnte. Die Epidermis wäre dazu zu schwach, die Gefäßbündel sind, abgesehen von allem anderen, zu zentral gelegen, und die langen Exkretschläuche, die dem Bewegungsgewebe nahe der Epidermis in einer langen Reihe eingebettet sind, kommen natürlich gleichfalls nicht in Betracht. Wahrscheinlich ist das geschilderte Bewegungsgewebe allen Sapindaceenranken eigentümlich. Künftige Untersuchungen müssen lehren, ob es auch noch in anderen Familien vorkommt. —

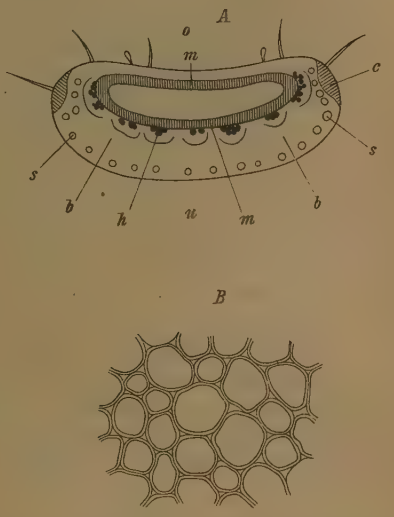


Fig. 234. *A* Querschnitt durch eine Ranke von Urvillea ferruginea; *o* Oberseite, *u* Unterseite, *m* Stereomring, *h* Hadromteile der Gefäßbündel, *c* Kollenchymstrang, *b* Bewegungsgewebe, *s* Schlauchzellen. *B* Bewegungsgewebe im Querschnitt.

Wir gelangen jetzt zu jener großen Gruppe von Bewegungserscheinungen, in welcher die Bewegungsgewebe in eigens differenzierten Bewegungsorganen lokalisiert sind, die man gewöhnlich als Gelenkpolster oder Gelenkknoten

bezeichnet[14]). Man versteht darunter wulst- oder polsterförmige Verdickungen gewisser Stengel- oder Blattstielzonen, denen die Ausführung von Krümmungsbewegungen übertragen ist. Gewöhnlich sind es die basalen Zonen der Stengelinternodien, wie bei den Commelynaceen, Polygonaceen, Sileneen u. a., oder der primären Blattstiele, wie bei den Leguminosen u. a., die zu Gelenkpolstern werden; seltener die oberen, der Blattspreite benachbarten Zonen der Blattstiele (Marantaceen, viele Aroideen). Bei manchen Pflanzen, so bei den Menispermaceen, ist sowohl am oberen wie am unteren Ende des Blattstieles ein Gelenkpolster ausgebildet. Das ist nach Rudolph insofern vorteilhaft, als die notwendige Krümmung auf zwei Gelenkpolster verteilt werden kann, so daß übermäßige Deformationen der Polster vermieden werden. Bei den Menispermaceen macht sich, wie Sperlich bemerkt hat, auch eine Arbeitsteilung zwischen beiden Gelenkpolstern geltend, indem das untere Polster der gröberen, das obere der feineren Einstellung der Blattspreite dient. — Bei einfach und doppelt gefiederten Blättern können auch die Basen der sekundären Blattstiele sowie der Fiederblättchen als Gelenkpolster fungieren (Leguminosen). Bei den Gräsern dienen die wulstförmig verdickten Basen der Blattscheiden als Bewegungsorgane. —

Gewöhnlich sind die Gelenkpolster von zylindrischer Gestalt, so daß allseitige Krümmungen möglich werden. Seltener sind sie mehr oder minder abgeplattet, wie an den Fiederblättchen von Mimosa pudica und anderen Leguminosen, infolgedessen nur einseitige Bewegungen stattfinden können. Die zylindrischen Gelenke sind entweder radial gebaut, wie die Gelenkknoten der Gräser, oder sie weisen einen dorsiventralen Bau auf, wie die Gelenkpolster von Mimosa pudica, Biophytum sensitivum u. a. Daß diese letzteren auch in physiologischer Hinsicht dorsiventral sind, ist selbstverständlich; aber auch radial gebaute Gelenkpolster (Phaseolus und andere Leguminosen) können in physiologischer Hinsicht dorsiventral sein, indem die beiden antagonistischen Längshälften des Gelenkes zwar den gleichen Bau aufweisen, allein auf äußere Reize ungleich reagieren und eben dadurch zur Ausführung von Krümmungen befähigt sind. Die meisten »Schlafbewegungen« kommen so zustande.

Das Bewegungsgewebe der Gelenkpolster stellt, rein topographisch betrachtet, ihr Rindengewebe vor. Es liegt also in mächtiger Ausbildung zwischen der Epidermis und dem Zentralstrange des Polsters, beziehungsweise dem stark verengten, gegen die Mitte zusammengezogenen Gefäßbündelkreise. Diese zentripetale Tendenz des Leitbündelgewebes, sowie auch des mechanischen Systems, das immer als geschmeidiges Kollenchym entwickelt ist, hängt wie Schwendener, Preuß und Möbius betont und an verschiedenen Beispielen erläutert haben, damit zusammen, daß durch die zentrale Lagerung der genannten Gewebe die Biegungsfähigkeit des Organs gewährleistet wird. Eine periphere Anordnung, speziell des Stereoms, wäre natürlich in Bewegungsorganen, die sich ausgiebig krümmen sollen, nicht am Platze. — Doch kommt es nicht selten vor, daß unter der Epidermis, in der Rinde, d. i. dem Bewegungsgewebe des Gelenkpolsters, sowie auch im Marke einzelne oder zu kleinen Gruppen vereinigte oder auch netzartig verbundene Sklereiden auftreten (Clavija ornata, Jambosa vulgaris, Tiliacora acuminata nach Preuß, Sapindus saponaria nach Möbius, Menispermaceen nach Rudolph und Sperlich). Wenn die lokal-

mechanische Funktion dieser Sklereiden darin erblickt wird, daß sie zur Erhaltung der Querschnittsform der Gelenkpolster dienen, so wird dies namentlich bei netzartiger Anordnung zutreffend sein. Andererseits trifft wohl auch Sperlich das Richtige, wenn er für die Menispermaceen-Gelenkpolster annimmt, daß die Aufgabe der Sklereiden hauptsächlich darin besteht, das Bewegungsgewebe (und auch das Mark) während der Wachstumsbewegung in radialer Richtung zu verklammern und dadurch ein seitliches Ausbiegen zu verhindern. Wenn infolge geringer Assimilationstätigkeit der Spreiten die Ausbildung dickwandiger Sklereiden in den Gelenkpolstern unterbleibt, werden bei ihrer Krümmung sämtliche Zellenzüge der Konvexseite, von der Epidermis bis zu den Gefäßbündeln der Konkavseite gefaltet, was als eine Störung der normalen Gewebestruktur aufzufassen ist. Ihrer Aufgabe entsprechend sind nun bei den Menispermaceen die Sklereiden von gestreckt-tafelförmiger Gestalt und durchsetzen Rinde und Mark stets in radialer Richtung.

Im Gegensatze zu den aus langgestreckten, zuweilen sogar prosenchymatischen Zellen aufgebauten Bewegungsgeweben der reizbaren Staubblätter und Ranken besteht das Bewegungsgewebe der Gelenkpolster in der Regel aus annähernd isodiametrischen Parenchymzellen. In den Grasknoten sind die Zellen des Bewegungsgewebes auffallend kurz, zuweilen geradezu quertafelförmig. Bei Oxalis- und Biophytumarten sind sie gleichfalls in der Querrichtung des Gelenkes mehr oder minder abgeplattet und zeigen auf Längsschnitten an ihren Enden häufig eine dachartige Zuschärfung (Fig. 235 *B*). Doch kommen auch Ausnahmen vor: bei den Menispermaceen z. B. sind die Bewegungszellen der Rinde längsgestreckt und erinnern an Kollenchymzellen.

Die Zellwände sind in den meisten Fällen dünn oder nur schwach (bei den Menispermaceen kollenchymatisch) verdickt. Bei Mimosa pudica und Biophytum sensitivum, deren Gelenke für Stoßreize empfindlich sind, repräsentieren die obere und untere Gelenkhälfte zwei antagonistische Seiten des Polsters, auf deren Zusammenwirken, wie später gezeigt werden wird, die Reizbewegung im wesentlichen beruht. Das Bewegungsgewebe der oberen Gelenkhälfte weist ziemlich stark verdickte Zellwände auf, während jenes der unteren Hälfte zartwandig ist (Fig. 235 *B*). Welche Bedeutung jenen Membranverdickungen zukommt, ist einstweilen noch unaufgeklärt. Daß sie in der Bewegungsmechanik des Gelenkpolsters eine bestimmte Rolle spielen, geht daraus hervor, daß sie bei systematisch so weit voneinander abstehenden Pflanzen, wie Mimosa und Biophytum, vorkommen, die aber beide in physiologischer Hinsicht insofern übereinstimmen, als ihre Gelenke nach Stoßreizen relativ sehr rasche Bewegungen ausführen. Bei Biophytum sind es aber nur die Gelenke der Fiederblättchen, die dazu befähigt sind. Die Gelenkpolster der Blattstiele führen bloß nyktinastische Bewegungen aus. Bei letzteren fehlt denn auch die Verdickung der Zellmembranen im Bewegungsgewebe der oberen Polsterhälfte. Man sieht daraus, daß diese Zellwandverdickungen eine besondere Eigentümlichkeit der auf Stoßreize mit raschen Bewegungen reagierenden Gelenkpolster sind. — Was die Tüpfel betrifft, so sind deren Schließhäute bei Mimosa pudica nach Gardiner von feinen Plasmafäden (Plasmodesmen) durchsetzt. Wahrscheinlich gilt dies für die Bewegungsgewebe aller Gelenkpolster. Im Bewegungsgewebe der Grasknoten fand ich, daß alle zur Längsachse des Knotens parallelen Wände

mit querspaltenförmigen, d. h. senkrecht zur Längsachse orientierten Tüpfeln versehen sind (Secale cereale, Festuca gigantea, Dactylis glomerata). Dasselbe gilt nach Sperlich für die kollenchymatisch verdickten Bewegungszellen der Menispermaceenpolster. Daraus wäre also zu folgern, daß die Kohäsion der betreffenden Wände in der Längsrichtung des Organs, d. i. in der eventuellen Wachstumsrichtung am geringsten ist (vgl. S. 512 ff.). Die senkrecht zur Längsachse des Organs orientierten Querwände besitzen im Grasknoten zahlreiche kreisrunde Tüpfel.

Der Zellinhalt besteht in den Bewegungsgeweben der Gelenkpolster, abgesehen von dem kernhaltigen Plasmaschlauch, in der Regel auch noch aus

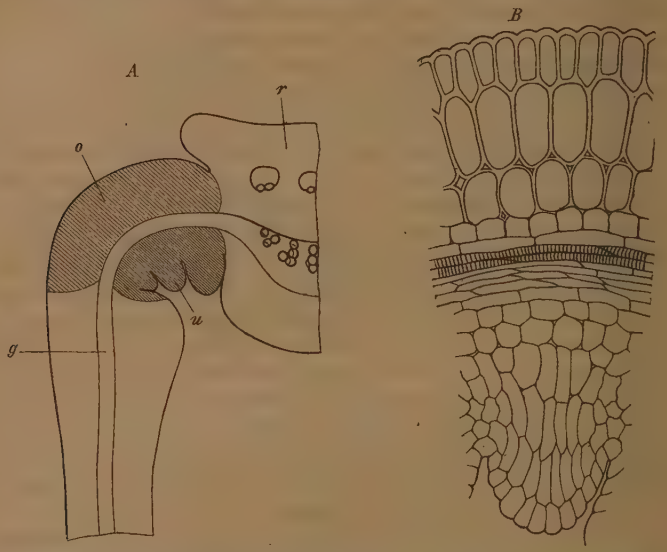


Fig. 235. *A* Längsschnitt durch das Gelenkpolster eines Fiederblättchens von Biophytum sensitivum (Buitenzorg), halbschematisch; *o* Oberseite, *u* Unterseite des Gelenkes, *r* Rhachis (halber Querschnitt), *g* Gefäßbündel des Mittelnervs des Fiederblättchens. *B* Teil eines Längsschnittes durch das Gelenkpolster.

kleinen Chlorophyllkörnern und häufig auch aus rundlichen oder unregelmäßig geformten Gerbstoffballen (Mimosa pudica und andere Leguminosen).

In bezug auf die Ausbildung lufterfüllter Interzellularräume hat Schwendener auf ihr gänzliches oder fast gänzliches Fehlen im peripheren Teil des Bewegungsgewebes solcher Gelenkpolster hingewiesen, die lichtempfindlich sind und auf Helligkeitsschwankungen reagieren. Solche Polster zeigen dementsprechend gewöhnlich ein eigentümlich transparentes, fast glasiges Aussehen. Schwendener führt diese Eigentümlichkeit darauf zurück, daß das Bewegungsgewebe durchleuchtungsfähig sein muß, um auf Helligkeitsschwankungen reagieren zu können; diese Eigenschaft würde durch zahlreiche luftführende Interzellularen sehr ungünstig beeinflußt werden. In den mehr zentralen Teilen der Polster, in der Nähe des Zentralstranges sind die Durchlüftungsräume größer

und häufiger. Das gleiche gilt für Gelenkknoten, die sich lediglich oder hauptsächlich geotropisch krümmen (Gramineen, Tradescantien). Die von den Gelenkpolstern ausgeführten Bewegungen sind selten rein autonom (seitliche Fiederblättchen von Hedysarum gyrans); gewöhnlich handelt es sich um Reizbewegungen. Die Perzeption des betreffenden Reizes, der ein mechanischer Reiz (Stoßreiz), Schwerkraftreiz oder Lichtreiz sein kann, erfolgt entweder direkt, durch das Bewegungsgewebe selbst, wie bei den Schlafbewegungen, oder durch Vermittelung von Sinnesorganen, wie bei den geotropischen Krümmungen und eventuell auch bei den durch Stoßreize ausgelösten Bewegungen von Mimosa pudica und Biophytum sensitivum. Diese Pflanzen sind aber zugleich ein Beispiel dafür, daß ein und dasselbe Bewegungsgewebe sowohl direkt, wie indirekt gereizt werden kann. Sie lehren ferner, daß ein und dasselbe Bewegungsgewebe auf verschiedene Reize hin zu reagieren imstande ist. Bei den heliotropischen Krümmungen der Gelenkpolster wird in zahlreichen Fällen der Lichtreiz von der Blattspreite perzipiert und durch Reizleitung dem Bewegungsorgan übermittelt.

Die Bewegungsmechanik der Gelenkpolster ist eine verschiedenartige. Auf einseitig gefördertem Wachstum beruhen die heliotropischen und geotropischen Krümmungen, auf Turgorschwankungen die Schlafbewegungen. Hinsichtlich letzterer ist aber die Bewegungsmechanik noch nicht ganz aufgeklärt. Da es sich hierbei um rein physiologische Dinge handelt, kann in diesem Buche darauf nicht näher eingegangen werden.

Auf Turgoränderungen des Bewegungsgewebes sind auch die durch Stoß- und Wundreize ausgelösten Bewegungen der Gelenkpolster von Mimosa pudica und Biophytum sensitivum zurückzuführen. Am eingehendsten sind von zahlreichen Forschern die Reizbewegungen der Laubblätter von Mimosa pudica studiert worden, die zu den anziehendsten und überraschendsten Erscheinungen auf dem Gebiete pflanzlicher Lebensvorgänge gehören. Die Fiederblättchen legen sich paarweise nach oben zusammen, die sekundären Blattstiele nähern sich, und der primäre Blattstiel erfährt eine plötzliche Senkung. Alle diese Bewegungen erfolgen durch entsprechende Krümmungen von Gelenkpolstern. Zur experimentellen Untersuchung ist das Gelenk an der Basis des primären Blattstieles das geeignetste, weil es am größten und am leichtesten zugänglich ist. Mit ihm ist also vor allem experimentiert worden. Seine Reizbewegung kommt nach den Untersuchungen Brückes und Pfeffers dadurch zustande, daß das allein reizbare Parenchym der unteren Gelenkhälfte infolge des Stoßreizes eine Turgorsenkung (von mindestens 2—5 Atmosphären) erfährt, wobei aus den Zellen in die vorher luftführenden Interzellularräume Wasser austritt. Die Abwärtskrümmung des Gelenkes beruht nun zum Teil auf einer Kontraktion der Zellwände des reizbaren Parenchyms, dessen Turgor gesunken ist. Die hierdurch eingeleitete Krümmung wird aber wesentlich durch das Ausdehnungsbestreben der oberen, nicht reizbaren Gelenkhälfte verstärkt, die vor der Reizung stark positiv gespannt, d. h. zusammengedrückt war, und auch das Gewicht des sich senkenden Blattes verstärkt die Krümmung des Polsters, die Kompression der erschlafften unteren Polsterhälfte.

Schließlich ist hier noch eine morphologische Eigentümlichkeit vieler Gelenkpolster zu erwähnen, die starke Krümmungen ausführen (Oxalideen, viele

Leguminosen). Auf der Konkavseite des Gelenkes sind einspringende Querfalten vorhanden, welche, wie Schwendener treffend bemerkt, an die Hautfalten menschlicher Fingergelenke erinnern (Fig. 235 *A*). Diese Querfalten sind Einrichtungen, die eine weitgehende Krümmung des ganzen Gelenkpolsters ermöglichen, ohne daß sich dabei bedenkliche Deformationen des Bewegungsgewebes, namentlich Quetschungen, einstellen. Wo solche doch auftreten, wie z. B. nach Sperlich an stark gekrümmten Fiedergelenken von Connarus diversifolius und ellipticus, da sterben die peripheren Gewebeschichten der Konkavseite infolge des Druckes ab, worauf dann reichlich Wundkork gebildet wird.

Anmerkungen.

1) H. Dingler, Die Bewegung der pflanzlichen Flugorgane, München 1889.

2) C. v. Wahl, Vergleichende Untersuchungen über den anatomischen Bau der geflügelten Früchte und Samen, Bibliotheca botanica, 40. Heft, 1897.

3) A. F. W. Schimper, Die indomalayische Strandflora, Jena 1891, S. 164 ff. F. Kolpin Ravn, Sur la faculté de flotter chez les graines de nos plantes aquatiques et marécageuses, Botanisk Tidskrift, Bd. XIX, Kopenhagen 1894.

4) Aus der reichen Literatur über hygroskopische Mechanismen seien hier folgende Arbeiten erwähnt: G. Kraus, Über den Bau trockener Perikarpien, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. V, 1866; F. Hildebrand, Die Schleuderfrüchte und ihr im anatomischen Bau begründeter Mechanismus, ebenda, Bd. IX, 1873; C. Steinbrinck, Untersuchungen über die anatomischen Ursachen des Aufspringens der Früchte, Inaugural-Dissertation, Bonn 1873; Derselbe, Über die Abhängigkeit der Richtung hygroskopischer Spannkräfte von der Zellwandstruktur, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., 1888; Derselbe, Zur Theorie der hygroskopischen Flächenquellung und -Schrumpfung vegetabilischer Membranen, Verhandl. des naturhist. Vereins der preuss. Rheinlande, 47. Jahrg., 1891; Derselbe, Über die anatomisch-physikalische Ursache der hygroskopischen Bewegungen pflanzlicher Organe, Flora, 1891; Derselbe, Zur Öffnungsmechanik der Blüthenstaubbehälter, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., 13. Jahrg., 1895; Derselbe, Grundzüge der Öffnungsmechanik von Blüthenstaub- und einigen Sporenbehältern, Botanisch Jaarbock, Bd. VII, Gent 1895; A. Zimmermann, Über mechanische Einrichtungen zur Verbreitung der Samen und Früchte mit besonderer Berücksichtigung der Torsionserscheinungen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XII, 1881; Derselbe, Über den Zusammenhang zwischen Quellungsfähigkeit und Doppelbrechung, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., 1883; A. Tschirch, Beiträge zu der Anatomie und dem Einrollungsmechanismus einiger Grasblätter, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XIII, 1882; E. Räthay, Über Austrocknungs- und Imbibitionserscheinungen der Cynareen-Involucren, Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wiss., Bd. LXXXIII, 1881; G. Firtsch, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. I, 1883; G. Eichholz, Untersuchungen über den Mechanismus einiger zur Verbreitung von Samen und Früchten dienenden Bewegungserscheinungen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XVII, 1885; Schinz, Untersuchungen über den Mechanismus des Aufspringens der Sporangien und Pollensäcke, Zürich 1883; Schrodt, Das Farnsporangium und die Anthere, Flora, 1885; Leclerc du Sablon, Recherches sur la structure et la déhiscence des anthères, Annales d. sc. nat., Bot., sér. 7, t. I, 1885; Derselbe, Recherches sur la dissémination des spores chez les cryptogames vasculaires, ebenda, sér. 7, t. II, 1885; Schwendener, Über Quellung und Doppelbrechung vegetabilischer Membranen, Sitzungsberichte der Berliner Akademie d. Wiss., 1887; W. Taliew, Über das hygroskopische Gewebe des Compositen-Pappus, Kazan 1894; Ref. von Rothert im Bot. Centralblatt, Bd. LXIII, 1895; Steinbrinck, Der hygroskopische Mechanismus des Laubmoosperistoms, Flora, 1897; Derselbe, Über den hygroskopischen

Mechanismus von Staubbeuteln und Pflanzenhaaren, Festschrift für Schwendener, Berlin 1899; S. Schwendener, Über den Öffnungsmechanismus der Antheren, Sitzungsberichte der Akademie d. Wissensch. in Berlin, 1899; Derselbe, Über den Öffnungsmechanismus der Makrosporangien von Selaginella, ebenda, 1902; A. Ursprung, Der Öffnungsmechanismus der Pteridophytensporangien, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXXVIII, 1903; A. Hirsch, Bewegungsmechanismus des Compositenpappus, Dissertation der Universität Würzburg, 1901. J. F. Colling, Das Bewegungsgewebe der Angiospermen-Staubbeutel, Inaug.-Dissertation (Berlin), 1905. J. M. Schneider, Der Öffnungsmechanismus der Tulipaanthere, Altstätten 1908. In dieser Arbeit findet man eine vollständige Literaturübersicht betreffs des Öffnungsmechanismus der Antheren. Steinbrinck u. Schinz, Über die anatomische Ursache der hygrochastischen Bewegungen der sog. Jerichorosen und einiger anderer Wüstenpflanzen, Flora, Bd. XCVIII, 1908.

5) Über Kohäsionsmechanismen schrieben: C. Steinbrinck, Der Öffnungs- und Schleudermechanismus des Farnsporangiums, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XV, 1897; J. Schrodt, Die Bewegung der Farnsporangien, von neuen Gesichtspunkten aus betrachtet, ebenda, 1897; Z. Kamerling, Zur Biologie und Physiologie der Zellmembran, Bot. Centralbl., Bd. LXXII, 1897; Derselbe, Oberflächenspannung und Kohäsion, ebenda, Bd. LXXIII, 1898; Derselbe, Der Bewegungsmechanismus der Laubmooselateren, Flora, 1898; Steinbrinck, Ist die Kohäsion des schwindenden Füllwassers der dynamischen Zellen die Ursache der Schrumpfungsbewegungen von Antherenklappen, Sporangien und Moosblättern? Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XVI, 1898; Derselbe, Über den hygroskopischen Mechanismus von Staubbeuteln und Pflanzenhaaren, Festschrift für Schwendener, 1899; Derselbe, Zum Vorkommen und zur Physik der pflanzlichen Kohäsionsmechanismen, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XVII, 1899; Derselbe, Zum Öffnungsproblem der Antheren, ebenda, Bd. XIX, 1901; Derselbe, Zum Bewegungsmechanismus des Compositenpappus, ebenda, 1901; Derselbe, Über den Schleudermechanismus der Selaginella-Sporangien, ebenda, Bd. XX, 1902; A. Ursprung, Der Öffnungsmechanismus der Pteridophytensporangien, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVIII, 1903; Derselbe, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., 1904; C. Steinbrinck, Über den Kohäsionsmechanismus der Roll- und Faltblätter von Polytrichum commune und einigen Dünengräsern, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XXXIa, 1908. (Vgl. damit A. Tschirch, Beiträge zur Anatomie und zum Einrollungsmechanismus einiger Grasblätter, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XIII.) Derselbe, Berichte der deutsch. bot. Ges., 1909.

6) Die Arbeiten jener Forscher, die den Öffnungsmechanismus der Antheren für einen hygroskopischen Mechanismus halten, sind bereits in Anmerkung 4) genannt worden. Ebenso sind in Anmerkung 5) schon verschiedene Arbeiten zitiert, in denen die Kohäsionstheorie des Öffnungsmechanismus vertreten wird. An dieser Stelle sind nur noch einige neuere Arbeiten zu erwähnen: E. Hannig, Über den Öffnungsmechanismus der Antheren, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLVII, 1909. Schips, Zur Öffnungsmechanik der Antheren, Beihefte z. bot. Centralbl., Bd. XXXI, Abt. I, 1913. C. Steinbrinck, Bemerkungen zu Schips' Veröffentlichung: »Zur Öffnungsmechanik der Antheren, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XXXI, 1913.

7) J. Gad, Über die Bewegungserscheinungen an der Blüte von Stylidium adnatum, Bot. Ztg., 1880.

8) Ch. Darwin, Über die Einrichtungen zur Befruchtung britischer und ausländischer Orchideen durch Insekten, übersetzt von H. Bronn, Stuttgart 1862. G. Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perzeption mechanischer Reize, Leipzig 1901, S. 62 ff. H. von Guttenberg, Anatomisch-physiologische Studien an den Blüten der Orchideengattungen Catasetum Rich. und Cycnoches Lindl., Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. LVI, 1915.

9) F. Hildebrand, Die Schleuderfrüchte und ihr im anatomischen Bau begründeter Mechanismus, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. IX, 1874. M. E. Roze, Le fruit de l'Ecballium Elaterium Rich., Journal de Botanique, Bd. VIII, 1894. L. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, III. Aufl., 1913, S. 565. H. von Guttenberg, Zur Kenntnis des Spritzmechanismus von Ecballium Elaterium Rich., Berichte der deutsch. bot. Ges., Bd. XXXIII, 1915.

10) G. Eichholz, Untersuchungen über den Mechanismus einiger zur Verbreitung von Samen und Früchten dienender Bewegungserscheinungen, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XVII, 1885. Vgl. auch die hier zitierte Literatur.

11) W. Pfeffer, Physiologische Untersuchungen, I. Untersuchungen über Reizbarkeit der Pflanzen, Leipzig 1873. G. Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich, Leipzig 1901.

12) Die Angabe Pfeffers (l. c. S. 86), daß in den Staubfäden von Centaurea jacea, von den verdickten Außenwänden der Epidermis abgesehen, alle parenchymatischen Zellen sehr zarte Wände besitzen, kann ich demnach nicht bestätigen.

13) H. de Vries, Längenwachstum der Ober- und Unterseite sich krümmender Ranken, Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg, Bd. I, 1874. Ch. Darwin, Die Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen, übersetzt von V. Carus, 1870. G. Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich, 1901, S. 132. H. Fitting, Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXXVIII, 1903. U. Ricca, Un nuovo tipo di cirri, Malpighia, vol. XVII, 1903.

14) E. Brücke, Über die Bewegungen der Mimosa pudica, Archiv für Anatomie und Physiologie, herausgegeben von Müller, 1848. W. Pfeffer, Physiologische Untersuchungen, I. Untersuchungen über Reizbarkeit der Pflanzen, Leipzig 1873. Ch. Darwin, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen, übersetzt von V. Carus, Stuttgart 1881. S. Schwendener, Die Gelenkpolster von Mimosa pudica, Sitzungsberichte der Akademie der Wissensch. zu Berlin, 1897. Derselbe, Die Gelenkpolster von Phaseolus und Oxalis, ebenda, 1898. L. Jost, Beiträge zur Kenntniss der nyktitropischen Bewegungen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXXI, 1898. G. Haberlandt, Über die Reizbewegungen und die Reizfortpflanzung bei Biophytum sensitivum, Annales du Jardin bot. de Buitenzorg, Supplément II, 1898. M. Möbius, Über Bewegungsorgane an Blattstielen, Festschrift für Schwendener, 1899. E. Pantanelli, Studi d'anatomia e fisiologia sui pulvini motori di Robinia pseudacacia e Porliera hygrometra, Atti della Società dei Naturalisti e Matematici di Modena, S. 4, Vol. II, 1901. P. Preuß, Die Beziehungen zwischen dem anatomischen Bau und der physiologischen Funktion der Blattstiele und Gelenkpolster, Inaugural-Dissertation, Berlin 1885. M. Möbius, Über Bewegungsorgane an Blattstielen, Schwendener-Festschrift, Berlin 1899. K. Rudolph, Zur Kenntnis des anatomischen Baues der Blattgelenke bei den Menispermaceen, Berichte der deutsch. bot. Ges., Bd. XXVII, 1909. A. Sperlich, Untersuchungen an Blattgelenken, Jena 1910. Derselbe, Bau und Leistung der Blattgelenke von Connarus, Sitzungsberichte der Wiener Akademie d. Wissensch., Bd. CXX, I. Abt., 1911. K. Goebel, Das Rumphius-Phänomen und die primäre Bedeutung der Blattgelenke, Biolog. Centralbl., Bd. XXXVI, 1916. Goebel erblickt die primäre Bedeutung der Blattgelenke darin, daß sie als Entfaltungs- und Befestigungsorgane dienen. Die ökologische Bedeutung der Reizbewegungen, die sie ausführen, bezweifelt er. Von diesen ökologischen Aufgaben der Gelenke ist in diesem Buche nicht die Rede, da hier ja nur der Zusammenhang zwischen dem anatomischen Bau der Gelenke und ihrer Bewegungsmechanik zu besprechen war. Doch ist wohl nicht anzunehmen, daß so auffallende Reizbewegungen, wie z. B. die von Mimosa pudica, die behufs wiederholten Eintretens besondere anatomisch-physiologische Einrichtungen erfordern, ökologisch bedeutungslos sind, wenn auch zugegeben werden muß, daß wir darüber nichts Sicheres wissen.

Zwölfter Abschnitt.

Die Sinnesorgane.

I. Allgemeines.

Alle Organismen, Tiere und Pflanzen, sind reizbar. Äußere oder innere Einflüsse — Reize — lösen in ihnen Reaktionen aus, deren Betriebskräfte vom Organismus selbst aufgebracht werden, deren Verlauf und Endergebnis von den jeweiligen Organisationsverhältnissen abhängen, und deren Bedeutung in der Regel darin besteht, daß durch sie bestimmte Bedürfnisse des Organismus befriedigt werden. Jene Kette von physiologischen Vorgängen, die mit der Reizaufnahme beginnt und mit der Schlußreaktion endigt, wird mit Pfeffer als Reizkette bezeichnet. Wir haben uns hier ausschließlich mit den Anfangsgliedern der Reizkette, mit der Reizaufnahme oder Reizperzeption zu beschäftigen und den anatomischen Einrichtungen nachzugehen, die mit dieser Funktion im Zusammenhange stehen.

Die Aufnahme äußerer Reize seitens der Pflanzen hat das Vorhandensein besonderer Reizbarkeiten, eines verschiedenartigen Empfindungsvermögens zur Voraussetzung. Diese Empfindlichkeit für äußere Reize ist eine Eigenschaft des lebenden Protoplasmas, das eine reizempfängliche Struktur besitzt, die allerdings jenseits der Grenzen mikroskopischer Wahrnehmung liegt.

Auf den niederen Stufen der Anpassung beschränken sich die Einrichtungen zur Aufnahme oder Perzeption von Reizen auf diese reizempfängliche Struktur des Protoplasmas. Das Empfindungsvermögen ist dabei eine Eigenschaft aller, oder doch zahlreicher lebender Zellen, beziehungsweise Gewebe des ganzen Organes, — des Blattes, des Stengels, der Wurzel. Die betreffenden Zellen, die ihrem histologischen Bau zufolge verschiedenen anderen Hauptfunktionen dienen, können die Nebenfunktion der Reizaufnahme entweder dauernd oder, was viel häufiger ist, nur in gewissen Entwickelungsstadien ausüben. Abgesehen von der reizbaren Struktur ihres Plasmas, die sich mikroskopisch nicht wahrnehmen läßt, deuten keine anderen histologischen Eigentümlichkeiten auf die Funktion der Reizaufnahme hin. — Diese »diffuse« Ausbreitung der Empfindlichkeit, bzw. Perzeptionsfähigkeit über das ganze Organ oder einzelne Teile desselben ist lange Zeit für ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal zwischen Tier und Pflanze gehalten worden. Tatsächlich kommt sie bei Pflanzen häufiger vor als

bei Tieren, doch kann sie nicht als eine im Pflanzenreich herrschende Regel bezeichnet werden.

Auf der nächsten Anpassungsstufe findet schon eine Lokalisierung des Perzeptionsvermögens statt. Wenigstens insoweit, als es nicht allen oder mehreren, sondern einem ganz bestimmten Gewebe des jeweiligen Organs übertragen ist. Dieses Gewebe vollzieht allerdings eine andere Hauptfunktion, allein die Nebenfunktion der Reizaufnahme macht sich fast immer auch in seinem anatomischen Bau geltend. Gewisse Eigentümlichkeiten im Bau seiner Zellen begünstigen und erleichtern die Reizaufnahme. Besonders ist es die Epidermis, die schon ihrer Lage nach zur Aufnahme äußerer Reize prädestiniert ist und durch mancherlei histologische Merkmale zu erkennen gibt, daß sie neben ihrer Schutzfunktion sehr häufig auch die in Rede stehende Nebenfunktion erfüllt. Die Epidermis vieler Ranken ist für Kontaktreize empfindlich, bei vielen Laubblättern ist sie das lichtperzipierende Gewebe. Wenn nun das Perzeptionsvermögen einer solchen Epidermis und die damit im Zusammenhang stehende anatomische Struktur betont und besprochen werden sollen, so kann man die betreffende Oberhaut ohne Bedenken als »Sinnesepithel« kennzeichnen. Diese Charakteristik ist um so berechtigter, je mehr die Reizaufnahme gegenüber der Schutzfunktion der Epidermis in den Vordergrund tritt und dem anatomischen Bau ihren Stempel aufdrückt; als Beispiel sei das Sinnespithel des Berberisstaubblattes genannt.

Die höchste Stufe der Anpassung ist erreicht, wenn die Lokalisierung des Perzeptionsvermögens so weit geht, daß dieses ganz bestimmten Zellen, Zellgruppen oder auch Zellteilen als alleinige Aufgabe, oder wenigstens als Hauptfunktion übertragen ist. Dementsprechend steht auch der anatomische Bau dieser Perzeptionsorgane in erster Linie mit ihrer Funktion in Zusammenhang. In der Anatomie und Physiologie der Tiere werden solche Perzeptionsorgane für äußere Reize von alters her »Sinnesorgane« genannt, und zwar auch dann, wenn es, wie bei den niederen Tieren, ganz ungewiß ist, ob diese Organe auch Auslöser von Empfindungen im psychologischen Sinne des Wortes sind. Es ist nur konsequent, wenn man auch in der physiologischen Pflanzenanatomie die analogen Perzeptionsorgane als Sinnesorgane bezeichnet, zumal dieselben mit den betreffenden tierischen Sinnesorganen oft eine weitgehende Ähnlichkeit der Bauprinzipien erkennen lassen[1]).

Als äußere Reize, zu deren Aufnahme die Sinnesorgane bestimmt sind, kommen im Pflanzenreich nach unseren bisherigen Erfahrungen nur Stoß- und Berührungsreize (mechanische Reize im engeren Sinne des Wortes), der Schwerkraftreiz und endlich Lichtreize in Betracht. Chemische Reize werden zwar von der Pflanze gleichfalls perzipiert, allein besondere Sinnesorgane hierfür, wie die Geschmacks- und Geruchsorgane der Tiere, sind im Pflanzenreich bisher noch nicht aufgefunden worden; ebensowenig Sinnesorgane für Wärmereize.

Fragen wir nun nach den allgemeinen Bauprinzipien der pflanzlichen Sinnesorgane, so ist zunächst daran zu erinnern, daß die eigentliche Reizaufnahme erst durch das lebende Protoplasma erfolgt. Wie zuerst Noll[2]) betont hat, kann nicht der gesamte Plasmakörper der reizperzipierenden Zelle zur Reizaufnahme befähigt sein. Das strömende Plasma ist davon ausgeschlossen.

Wenn es sich um mechanische Reize handelt, die durch Deformierung des reizempfänglichen Plasmas wirken, so kann das strömende Körnerplasma deshalb nicht in Betracht kommen, weil es sich ja fortwährend selbst deformiert; durch Deformierung von außen kann es mithin unmöglich gereizt werden. Und was die Perzeption der Richtung, in der die Schwerkraft wirkt, sowie der Lichtstrahlen anlangt, so ist leicht einzusehen, daß in Rotations- oder Zirkulationsströmung befindliches Plasma damit nicht betraut werden kann. Man wird daher mit Noll vor allem die ruhende, relativ feste äußere Hautschicht des Plasmakörpers als Sitz der Reizbarkeit betrachten. Wenn die innere Hautschicht, die Vakuolenwand, derart fixiert sein sollte, daß sie durch strömendes Plasma keine Verschiebung erleidet, so könnte natürlich auch sie zur Aufnahme äußerer Reize dienen. Das gleiche hätte für alle fixen Plasmastrukturen zu gelten, die sonst noch im Cytoplasma möglicherweise vorhanden sind.

Das allgemeinste Bauprinzip der Sinnesorgane besteht nun darin, daß durch geeignete anatomische Einrichtungen, die allein der unmittelbaren Beobachtung zugänglich sind, die Angriffsweise der Reize auf die sensiblen Teile des Protoplasmas in vorteilhafter Weise bestimmt und geregelt wird. Alle unsere Bemühungen, in den Zusammenhang zwischen Bau und Funktion der Sinnesorgane einzudringen, müssen sich auf diese die eigentliche Reizung des Plasmas bloß vorbereitenden und begünstigenden Einrichtungen und Aktionen beschränken. Was bei der Reizung im sensiblen Plasma selbst vorgeht, entzieht sich gänzlich der unmittelbaren Wahrnehmung.

Nicht alle Zellen eines Sinnesorganes müssen zugleich reizperzipierende Zellen sein. Jene Einrichtungen, die bewirken, daß der Reiz in bestimmter Weise auf den eigentlichen Ort der Perzeption gelenkt wird, können natürlich der Reizbarkeit entbehren. Das kegelförmige Endstück der Fühlborste von Dionaea muscipula, das den mechanisch wirksamen Teil des ganzen Organes vorstellt, ist ein Beispiel hierfür. Will man die reizperzipierenden Zellen als solche kennzeichnen, so kann man sie »Sinneszellen« heißen. Im engeren Sinne werden darunter bloß die zur unmittelbaren Reizaufnahme bestimmten Zellen der Sinnesorgane zu verstehen sein. Im weiteren Sinne dagegen kann man alle reizperzipierenden Zellen so nennen, sofern nur ihre Sinnesfunktion auch im anatomischen Bau zum Ausdruck kommt.

Die von den Sinnesorganen aufgenommenen Reize lösen eine Reihe von Vorgängen aus, deren letztes Glied in den meisten Fällen eine zweckmäßige »Reizbewegung« ist. In manchen Fällen liegen die Sinnesorgane in nächster Nähe der Bewegungsgewebe oder Bewegungsorgane; bisweilen sind sie denselben geradezu eingebettet. So liegt z. B. das Sinnesepithel des Berberisstaubblattes unmittelbar über dem Bewegungsgewebe des Filamentes; die Fühlhaare und Fühlborsten von Mimosa pudica und Biophytum sensitivum sitzen wenigstens zum Teil auf den Gelenkpolstern; das Sinnesorgan für den Schwerkraftreiz, der Statolithenapparat, befindet sich im Inneren des Stengelabschnittes oder Gelenkpolsters, welches die geotropische Krümmung ausführt. In anderen Fällen sind die Sinnesorgane von den Bewegungsgeweben weiter entfernt, die Reizperzeption erfolgt in anderen Teilen als jenen, welche die Reizbewegung vollziehen. Das schönste Beispiel hierfür ist die Wurzel, deren

Statolithenapparat ausschließlich oder hauptsächlich in der Spitze liegt, während die geotropische Krümmung in der dahinter gelegenen Wachstumszone erfolgt. — In allen Fällen muß von den die Reize aufnehmenden Sinnesorganen aus eine Reizleitung nach den die Bewegung ausführenden Geweben stattfinden.

II. Die Sinnesorgane für mechanische Reize[3]).

Bei zahlreichen Pflanzen werden durch Stoß, Reibung, Berührung, d. i. durch mechanische Reize im engeren Sinne des Wortes, Bewegungen ausgelöst, die biologisch vorteilhaft sind. Hierher gehören die Laubblätter von Mimosa pudica und anderen Mimosaarten, sowie von Biophytum sensitivum, die auf Insektenfang eingerichteten Blätter von Dionaea muscipula und Aldrovandia vesiculosa, die Tentakel der gleichfalls insektivoren Droseraarten, die Blatt- und Stengelranken zahlreicher Angiospermen, und schließlich die Staubblätter, Narben, Griffel und Gynostemien verschiedener Monokotylen und Dikotylen, sowie das Labellum einiger Orchideen, deren Reizbewegungen ausnahmslos im Dienste der Bestäubung stehen.

Die physiologische Vorstufe der biologisch zweckmäßigen Kontaktreizbarkeit, welch letztere z. B. bei Ranken auftritt, ist im Pflanzenreich sehr verbreitet. Schon Ch. Darwin hat dies vermutet und P. Stark[4]) u. a. haben es experimentell bestätigt. Die Hypokotyle und Epikotyle vieler Keimpflanzen (namentlich wenn sie etioliert sind), ferner auch Laubsprosse, Blatt- und Blütenstiele sind mehr oder minder positiv haptotropisch, und krümmen sich nach Reiben mit einem Holz- oder Korkstäbchen nach der gereizten Seite hin. Irgendein biologischer Nutzen kommt diesen Reizkrümmungen nicht zu und dementsprechend handelt es sich in diesen Fällen um eine ganz »diffuse« Empfindlichkeit für Berührung. Wenn aber auf Grund besonderer Anpassungen durch mechanische Reize ökologisch vorteilhafte Bewegungen ausgelöst werden, dann erfolgt die Perzeption des Reizes in zahlreichen Fällen durch eigene Sinnesorgane, die ihrer Funktion zufolge den Tastorganen der Tiere zur Seite zu stellen sind, mit denen sie häufig auch hinsichtlich ihrer Konstruktion übereinstimmen. Man könnte deshalb ohne weiteres auch bei den Pflanzen von Tastorganen sprechen. Aus Gründen des Sprachgebrauchs soll aber von dieser Bezeichnung Umgang genommen werden; an ihrer Stelle werde ich die Ausdrücke »Fühltüpfel, Fühlpapillen, Fühlhaare und Fühlborsten« gebrauchen.

Jeder mechanische Reiz kann nur dann perzipiert werden und eine Bewegung auslösen, wenn er eine bestimmte Deformierung der reizempfänglichen Hautschicht des Protoplasmas zur Folge hat. Dies gilt sowohl für die Kontaktreizbarkeit (Luft- oder Kitzelreizbarkeit), wie für die Stoß- oder Erschütterungsreizbarkeit. Die Deformierung muß plötzlich und in manchen Fällen (z. B. bei Ranken) auch mehrmals eintreten, wenn der Reiz perzipiert werden soll. Auch wird nicht jede beliebige Deformierung in gleicher Weise als Reiz empfunden. Wie von mir gezeigt worden ist, kommen für die sensiblen Plasmahäute besonders die durch Stoß oder Berührung bewirkten tangentialen Zug- und Druckspannungen, beziehungsweise die durch sie erzielten De-

formierungen, als Reizursache in Betracht. Dementsprechend besteht das allgemeinste Bauprinzip der Sinnesorgane für mechanische Reize darin, durch geeignete anatomische Einrichtungen die zur Reizung erforderliche plötzliche Deformierung des empfindlichen Protoplasmas besonders zu erleichtern und stark werden zu lassen, insbesondere aber das Eintreten tangentialer Spannungen zu begünstigen.

A. Die Fühltüpfel.

Die Fühltüpfel sind streng lokale, tüpfelartige Membranverdünnungen der Außenwände oberflächlich gelegener Sinneszellen, in welche sensible Plasmafortsätze hineinragen. Durch die Membranverdünnung wird der zur Deformierung der nicht reizbaren Zellwand erforderliche Kraftaufwand auf ein Minimum herabgesetzt; es bleibt so ein möglichst großer Teil der Gesamtintensität des Stoßes zur Deformierung des reizbaren Plasmas übrig.

Fühltüpfel sind zuerst von Pfeffer[5]) an den Ranken der Cucurbitaceen aufgefunden worden (Fig. 236). Sie treten gewöhnlich nur auf jener Seite der Ranke auf, deren Berührung die haptotropische oder thigmotropische Krümmungsbewegung auslöst[6]). Diese Seite — die Unterseite — wird sodann zur Konkavseite. Bei Bryonia dioica, alba und wahrscheinlich auch bei manchen anderen Cucurbitaceen sind auch die Außenwände der Rankenoberseite — der Konvexseite nach der Krümmung — mit Tüpfeln versehen. Die nicht reizbaren basalen Rankenteile weisen keine Fühltüpfel auf.

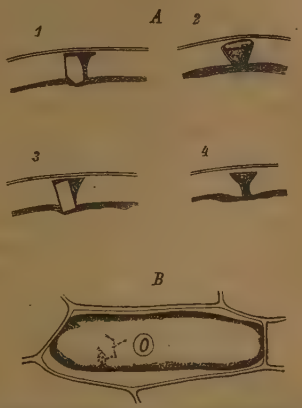


Fig. 236. *A* Fühltüpfel in den Epidermisaußenwänden der Ranken von Cucurbita Melopepo. *B* Oberflächenansicht einer Epidermiszelle der Ranke von C. Pepo, in der Mitte der Fühltüpfel. (Alkoholmaterial.)

Bei Cucurbita Pepo, Cucumis sativa, Lagenaria vulgaris, Cyclanthera explodens u. a. besitzt jede epidermale Sinneszelle in ihrer Außenwand einen einzigen, mehr oder minder zentral gelegenen Fühltüpfel. Der Tüpfelraum ist nach außen zu in der Regel trichter- oder schüsselförmig erweitert, von annähernd kreisrundem oder elliptischem Umriß (Fig. 236). Sein Durchmesser beträgt 1,5—6 μ. Bei Cyclanthera explodens fehlt die trichterförmige Erweiterung, der Tüpfel stellt bloß ein kreisrundes flaches Grübchen vor. Die den Tüpfelraum überdeckende verdünnte Membranstelle ist flach, bisweilen auch ganz schwach nach außen vorgewölbt (Cyclanthera explodens). Ihre Dicke beträgt bei Cucurbita Pepo bloß 0,6—0,8 μ. Die Cuticula zieht sich ohne Verdünnung über sie hinweg. Darunter befindet sich eine ganz dünne Zellulose-lamelle, die bei Cucurbita schwach cutinisiert ist.

Die Protoplasten der epidermalen Sinneszellen sind in Form eines relativ dicken plasmatischen Wandbeleges mit großen Zellkernen ausgebildet. Die Tüpfelräume sind in der Regel ganz mit Plasma gefüllt. Bei Cucurbita Pepo

und Melopepo fand ich dem Tüpfelplasma meist ein oder mehrere Kriställchen (aus oxalsaurem Kalk?) eingebettet (Fig. 236 *A*). Es dürfte keine zu weitgehende Vermutung sein, wenn das Auftreten dieser Kristalle zur Reizperzeption in Beziehung gebracht wird. Bei einem plötzlichen Druck auf das Ende des Plasmafortsatzes wird durch die Ecken und Kanten der Kristalle eine noch weitergehende Deformation und somit eine noch stärkere Reizung des Plasmas bewirkt werden, vorausgesetzt, daß die reizempfängliche Hautschicht des Protoplasten mit dem Kristall in Berührung kommt. Dann dringt eine Kante oder auch Ecke desselben nach Art eines Keils in die Hautschicht ein.

Bei Bryonia alba treten an jeder Sinneszelle der Rankenunterseite mehrere Fühltüpfel auf, die eine verschiedene Ausbildung zeigen: 1—3 »Haupttüpfel« mit schüsselförmigem Tüpfelraum werden von 2—3 »Nebentüpfeln« begleitet, die sehr klein und querspaltenförmig sind. Sämtliche Tüpfel einer Zelle liegen in einer unregelmäßigen Längsreihe, wobei die Haupttüpfel meist die Mitte einnehmen.

An den Ranken anderer Pflanzenfamilien sind derartige Fühltüpfel bisher noch nicht beobachtet worden. Bloß bei der Sapindaceengattung Urvillea habe ich eine analog zu deutende Einrichtung aufgefunden. Die plasmareichen Epidermis- bzw. Sinneszellen der Rankenunterseite sind mehr oder minder längsgestreckt und mit auffallend dicken Außenwänden versehen. Diese besitzen häufig neben den längsverlaufenden Radialwänden schmale, verdünnte Membranstreifen, so daß spaltenförmige Rinnen entstehen, in welche zarte Plasmaleistchen hineinragen. Man hat es gewissermaßen mit sehr langgestreckten Fühltüpfeln zu tun. Neben den quergestellten Radialwänden treten gewöhnlich mehrere spaltenförmige Tüpfel auf. Auch in der Mitte der Außenwand ist fast immer eine unregelmäßige Längsreihe von sehr kleinen spaltenförmigen Tüpfeln zu sehen.

Bei jenen Ranken, deren reizbare Epidermis, das Sinnesepithel, nicht mit Fühltüpfeln oder anderen Sinnesorganen versehen ist, lassen sich immerhin verschiedene histologische Einrichtungen wahrnehmen, die mit der Reizperzeption in Zusammenhang stehen dürften. Die Kleinzelligkeit des Epithels, sein Plasmareichtum, die schwache Verdickung und starke Vorwölbung der Außenwände, sowie die oft sehr ausgesprochene Längsfältelung der Cuticula begünstigen direkt oder indirekt die Reizaufnahme.

Nachdem schon Ch. Darwin[7]) gefunden hatte, daß die Ranken nur durch Berührung und Reibung seitens fester Körper, nicht aber durch den Anprall von Wassertropfen gereizt werden, gab Pfeffer auf Grund eingehender Versuche eine genauere Charakteristik des Empfindungsvermögens dieser Organe. »Zur Erzielung einer Reizung müssen in der sensiblen Zone der Ranke diskrete Punkte beschränkter Ausdehnung gleichzeitig oder in genügend schneller Aufeinanderfolge von Stoß oder Zug hinreichender Intensität betroffen werden. Dagegen reagiert die Ranke nicht, sobald der Stoß alle Punkte eines größeren Flächenstückes mit ungefähr gleicher Intensität trifft«, wie dies beim Anprall einer Flüssigkeit oder bei Berührung mit einem weichen, geschmeidigen Gelatinestäbchen der Fall ist. Von mir wurden dann die Deformationen mechanisch näher präzisiert, welche die Außenwände der sensiblen Epidermiszellen und die ihnen anliegenden Plasmahäute bei Berührung mit festen und flüssigen Körpern

erfahren. Sehr große Reizflächen, welche sich der Oberfläche der Ranke dicht anschmiegen, wie Wasser, Quecksilber, erstarrte, aber noch ganz weiche Gelatine, bewirken nur einen streng radialen Druck, die den Außenwänden der Sinneszellen anliegenden Plasmahäute erfahren nur eine radiale Pressung, für die sie aber, wie die Versuche lehren, unempfindlich sind. Wenn jedoch sehr kleine Reizflächen auf die epidermalen Sinneszellen der Ranke drücken, was dann der Fall ist, wenn feste Körper, mögen sie rauh oder glatt sein, die vorragenden Kuppen der Epidermiszellen berühren, so werden ihre vorgewölbten Außenwände in der Mitte eingedrückt und verbogen, es kommt demnach in den anliegenden Plasmahäuten zu tangentialen Druck- und Zugspannungen; diese sind es, die nunmehr als Reiz empfunden werden. Es leuchtet nun ein, daß, je kleiner die Zellen des Sinnesepithels sind, je mehr sich ihre Außenwände vorwölben und je dünner sie sind, um so eher die bei Berührung mit einem festen Körper sich einstellenden tangentialen Spannungen die Reizschwelle überschreiten werden. Da diese tangentialen Spannungen, wie Pfeffers Versuche lehren, stoßweise und in der Regel mehrere Male rasch hintereinander erfolgen müssen, so kann auch die so häufige starke Längsfältelung der Cuticula die Reizung begünstigen, da sie, wenn die rotierende Ranke eine feste Stütze berührt hat, die gleichmäßig gleitende Bewegung in eine Anzahl rasch hintereinander folgender Stöße umzuwandeln geeignet ist. Freilich werden diese Stöße äußerst schwach sein; dafür ist aber auch die Empfindlichkeit vieler Ranken eine äußerst große.

Was schließlich die Fühltüpfel der Cucurbitaceenranken betrifft, so läßt sich zeigen, daß die scheibenförmigen Ausbreitungen der Plasmafortsätze, die in die Tüpfelräume der Außenwände hineinragen, bei Berührung der Ranke mit einem festen Körper noch größeren Zugspannungen ausgesetzt sind als die Plasmahäute an den Innenseiten der Außenwände. Ranken mit Fühltüpfeln repräsentieren deshalb eine höhere Stufe der Anpassung.

Die Drüsenzotten oder »Tentakel« der insektivoren Droseraarten sind sowohl für mechanische wie für chemische Reize empfindlich[8]). Die mechanische Reizbarkeit ist, wie Pfeffer gezeigt hat, von ganz derselben Art, wie die der Ranken. Damit die Reizung eintrete, ist direkte Berührung des Drüsenköpfchens, beziehungsweise der Außenwände seiner Drüsenzellen, mit einem festen Körper und wiederholte Stoßwirkung erforderlich. Die Reaktion besteht in einer Einkrümmung des Tentakelstieles, die auf das Festhalten, Töten und Verdauen des gefangenen Insektes abzielt.

Als Sinneszellen fungieren die oberflächlich gelegenen Drüsenzellen des Köpfchens, die demnach sehr verschiedene Funktionen in sich vereinigen: sie sezernieren reichlich Schleim und das verdauende Enzym, sie perzipieren mechanische und chemische Reize und absorbieren schließlich die aufgelösten Substanzen. Die Perzeption der mechanischen (und vielleicht auch der chemischen) Reize ist allem Anscheine nach ganz kleinen papillenartigen Plasmafortsätzen übertragen, die bei Drosera rotundifolia und longifolia nur an den Rändern der Außenwände auftreten. Sie ragen hier in randständige Tüpfelkanäle hinein, die dadurch zustande kommen, daß von den Radialwänden aus, an die Außenwände sich ansetzend, kleine Membranleisten vorspringen, die nach unten und innen zu rasch schmäler werden und sich schließlich ganz verlieren (Fig. 237 *C*).

So werden ganz kleine Nischen gebildet, die sich zu kurzen und etwas schrägen Tüpfelkanälen verlängern. Man kann die Plasmafortsätze, die sie enthalten, in schöner Weise zur Anschauung bringen, wenn man die Drüsenköpfchen nach kurzem Verweilen in verdünnter Schwefelsäure durch einen Druck auf das Deckglas zerquetscht. Nun treten die einzelnen Protoplasten des Drüsengewebes aus den verquollenen Zellwänden fixiert heraus. Man sieht jetzt, daß die Protoplasten der seitlichen Drüsenzellen an den Rändern ihrer Außenseite mit einem Kranze von winzigen Plasmapapillen versehen sind, die bei Drosera rotundifolia ungefähr ebenso hoch als breit sind (Fig. 237 *B*), bei Drosera longifolia dagegen doppelt, ja dreimal so hoch als breit werden (Fig. 237 *A*). Die scheitelständigen, palisadenförmigen Drüsenzellen weisen in der Regel nur in den oberen Zellecken je einen Plasmafortsatz auf.

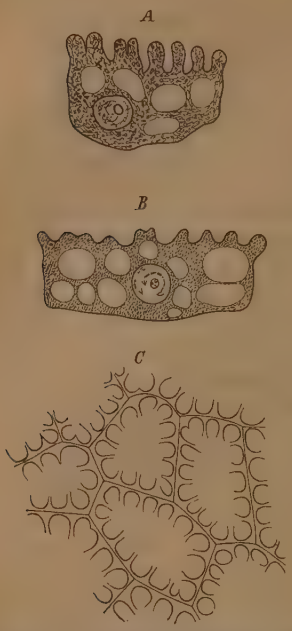


Fig. 237. *A* isolierter Protoplast einer seitenständigen Drüsenzelle des Tentakels von Drosera longifolia. *B* desgleichen von Drosera rotundifolia. *C* Oberflächenansicht einiger seitenständiger Drüsenzellen von Drosera rotundifolia.

Bei anderen Insektivoren, deren Verdauungsdrüsen und Absorptionshaare mechanisch nicht reizbar sind, kommen plasmaerfüllte Tüpfelkanäle in den Außenwänden dieser Organe nicht vor. Man darf daher mit Recht vermuten, daß diese Struktureigentümlichkeit mit der mechanischen Reizbarkeit und nicht etwa mit der Ausscheidung von Schleim und Enzym, oder mit der Absorption der verdauten Substanzen zusammenhängt. Auch die Analogie mit den Fühltüpfeln der Cucurbitaceenranken spricht zugunsten dieser Auffassung.

B. Die Fühlpapillen[9]).

Als Fühlpapillen bezeichne ich solche Sinnesorgane für mechanische Reize, die über die Oberfläche des Sinnesepithels papillös vorspringen. Gewöhnlich wächst nur eine kleine zirkumskripte Partie in der Mitte der Außenwand zu einer kleinen Fühlpapille aus, deren Wand in der Regel durch besondere Zartheit ausgezeichnet ist. An den Ranken von Eccremocarpus scaber wird jede Fühlpapille durch eine Zellwand von der betreffenden Epidermiszelle abgegliedert, repräsentiert also eine selbständige Zelle. Wenn die ganze Außenwand der Sinneszelle zu einer Papille auswächst, so ist diese in ihrer ganzen Ausdehnung zartwandig oder aber bis auf eine dünne Randpartie mehr oder minder verdickt. Die Deformationen lokalisieren sich dann auf diese Randpartie, bzw. auf den ihr anliegenden Teil der Plasmahaut.

Fühlpapillen sind bisher nur im Bereich der Blütenregion und an Ranken beobachtet worden.

Bei Portulaca grandiflora sind die Filamente der Staubblätter ringsum bis auf die nicht sensible basale Partie reizbar. Werden sie mit einer Nadel gestoßen oder gerieben, so krümmen sie sich nach der gereizten Seite hin. Die Mehrzahl der längsgestreckten, schmalen Epidermiszellen weist ungefähr in der Mitte, seltener einem Zellende genähert, eine winzige Papille auf, deren Wand überaus zart ist und der Hauptsache nach bloß aus der dünnen Cuticula besteht (Fig. 238 *A*). Rings um diese Papille herum ist die Außenwand der Epidermiszelle meist etwas stärker verdickt, als an den übrigen Stellen, so daß die Zartwandigkeit der Papille besonders auffällt. Ihr Lumen wird von einem Plasmazäpfchen ausgefüllt. Von einem Tüpfel in der Epidermisaußenwand einer Cucurbitaceenranke unterscheidet sich also dieses kleine Perzeptionsorgan nur dadurch, daß die den Plasmafortsatz bedeckende zarte Wandpartie papillös vorgewölbt ist. Es leuchtet ein, daß dadurch die Reizung an diesen Stellen der Epidermis erleichtert wird. — Den nicht reizbaren basalen Teilen der Filamente fehlen diese Papillen.

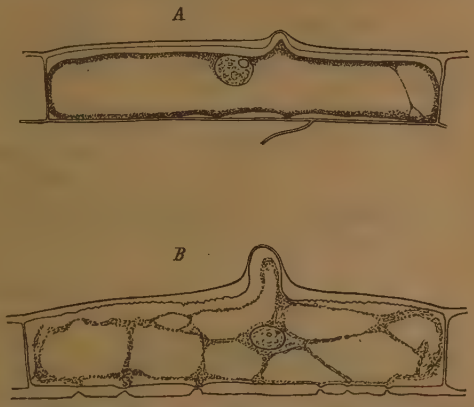


Fig. 238. *A* plasmolytische Epidermiszelle eines Filamentes von Portulaca grandiflora mit einer Fühlpapille (Längsschnittansicht). *B* desgleichen von Opuntia vulgaris. (Alkoholmaterial.)

Die Filamente der Staubblätter von Opuntia vulgaris sind ihrer ganzen Länge nach ringsum reizbar, doch tritt nur eine Einwärtskrümmung der Filamente, also gegen den Griffel zu, ein. Jede der langgestreckten epidermalen Sinneszellen besitzt annähernd in der Mitte, selten an einem Ende, eine kleine kegelförmige Papille (Fig. 238 *B*). An den äußeren, längeren Staubblättern werden die Papillen gegen die Basis zu immer kürzer, so daß sie zuletzt kaum mehr vorragen und eher als Fühltüpfel zu bezeichnen sind. An der Basis der Papille verdickt sich die Außenwand der Sinneszelle, ähnlich wie bei Portulaca, in mehr oder minder auffallender Weise. Die Papillenwand ist äußerst zart, bloß 0,6—0,8 μ dick; auch ihre Cuticula zeichnet sich durch besondere Zartheit aus. Bei Berührung mit einem festen Körper wird demnach die Wand der Papille sehr leicht eingestülpt und so eine starke Deformation des die Papille auskleidenden Plasmabeleges herbeigeführt. — Ähnliche Fühlpapillen kommen auch an den reizbaren Staubblättern von Cereus speciosissimus vor.

Bei der merkwürdigen Orchideengattung Catasetum ist die Säule der männlichen Blüte in eine schmale Spitze ausgezogen, von der die Anthere an langem, derbem Filament herabhängt. Zu beiden Seiten der Säule ist je ein langer, bandartiger Fortsatz des Säulenrandes vorhanden, der durch Zusammen-

rollung zu einem geraden oder gebogenen, stielrunden, spitz zulaufenden Organ wird. Ch. Darwin[10]) hat diese langen Fortsätze im Hinblick auf ihre Funktion in treffender Weise als »Fühlhörner« oder »Antennen« bezeichnet. Wenn man nämlich die Spitze einer Antenne mit einer Borste oder Nadel leicht berührt, so löst sich sofort die Klebscheibe des Rostellums samt einem Stielchen (Stipes), das mit den Pollinien verbunden ist, vom Rostellum los, und durch die plötzliche Geradestreckung des Stielchens wird das ganze Pollinarium mit großer Gewalt fortgeschleudert. Diese Schleuderbewegung ist keine Reizbewegung, sondern beruht auf plötzlicher Ausgleichung der Gewebespannung im Stielchen, das sich wie eine gebogene Feder plötzlich gerade streckt. Damit aber die Schleuderbewegung möglich werde, muß vorerst durch eine Reizbewegung der Zusammenhang des Stielchens mit dem Rostellum gelockert werden. Diese Reizbewegung ist es nun, die durch die Berührung der Antennen ausgelöst wird. In der freien Natur sind es Insekten, die die Antennen berühren; die fortgeschleuderten Pollinarien werden auf ihren Rücken angeheftet.

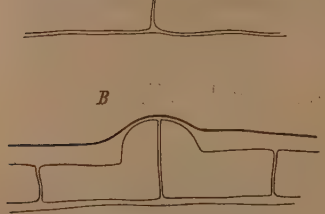


Fig. 239. *A* Fühlpapille eines Filamentes von Centaurea cyanus. *B* desgleichen von Echenais carlinoides.

Bei den von mir untersuchten Catasetum Darwinianum und C. macrocarpum ist jede Epidermiszelle der Antennenspitze in ihrer Mitte, seltener an einem Ende, mit einer kleinen Fühlpapille ausgerüstet. Die Papillenwand ist dünner als die Epidermisaußenwand, doch ist der Unterschied nicht so beträchtlich wie bei Portulaca und Opuntia. Nach v. Guttenberg sind auch bei einigen anderen Catasetumarten Fühlpapillen vorhanden.

Zartwandige, aber relativ große Fühlpapillen kommen endlich auch an den Filamenten der Staubblätter zahlreicher Cynareen vor, entweder allein (wie bei Alfredia cernua) oder in Gemeinschaft mit den später zu besprechenden Fühlhaaren (Centaureaarten und viele andere Cynareen). Das Auffallende im Bau dieser Fühlpapillen ist der Umstand, daß jede Papille zwei epidermalen Sinneszellen angehört, indem sich ihre benachbarten Enden gemeinschaftlich vorwölben. Jede Papille wird so durch eine zarte Querwand in zwei Hälften abgeteilt (Fig. 239).

Wesentlich anders sind die Fühlpapillen der Staubblätter von Berberis vulgaris[11]) gebaut. Die Reizbarkeit des Filamentes ist auf die Oberseite beschränkt und fehlt auch hier unmittelbar über der Insertionsstelle, sowie im oberen Teile, der an die Anthere grenzt. Bei Berührung der reizempfänglichen Stellen krümmt sich das Filament plötzlich gegen die Narbe zu. So weit nun die Oberseite des Filamentes für eine Berührung empfindlich ist, zeichnet sie sich durch den Besitz eines relativ großzelligen, auffallend papillösen Sinnesepithels aus. Die plasmareichen Sinneszellen liegen in Längsreihen und sind ungefähr ebenso lang als breit. Die Zellen benachbarter Reihen alternieren in der Regel miteinander, so daß ihr typischer Grundriß ein Sechseck ist. Die Papille kommt durch Verwölbung der gesamten Außenwand der Sinneszelle

zustande; sie ist ungefähr ebenso hoch als breit, oben abgerundet und besitzt eine relativ ziemlich dicke Membran, die eine kräftige, glatte Cuticula aufweist (Fig. 240 *A*). Die äußerste Randpartie der Membran, die unmittelbar an die Radialwände grenzt, ist fast immer nach der Art des Hautgelenkes des Spaltöffnungsapparates merklich verdünnt. Die schmale verdünnte Stelle, die rings um die Zelle herumläuft, geht meist allmählich in die dickeren Wandteile über. An den Zellecken vertieft sie sich häufig zu einem schräg aufwärts gerichteten Tüpfelkanal, der mit Plasma erfüllt ist (Fig. 240 *B*).

Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die gelenkartige Verdünnung der Außenwand der Sinneszellen eine erleichterte Reizperzeption zur Folge hat. Wird die Papille von oben berührt, bzw. gedrückt, so wird der verdünnte Membranstreifen an der Papillenbasis eine schwache Ausbiegung erfahren; wird die Papille seitlich berührt, so wird ihr basales Hautgelenk eine kleine seitliche Verschiebung der Papille gestatten; auch in diesem Falle wird es infolge der Scharnierbewegung des Hautgelenkes zu entsprechenden Deformationen der anliegenden Plasmahaut kommen.

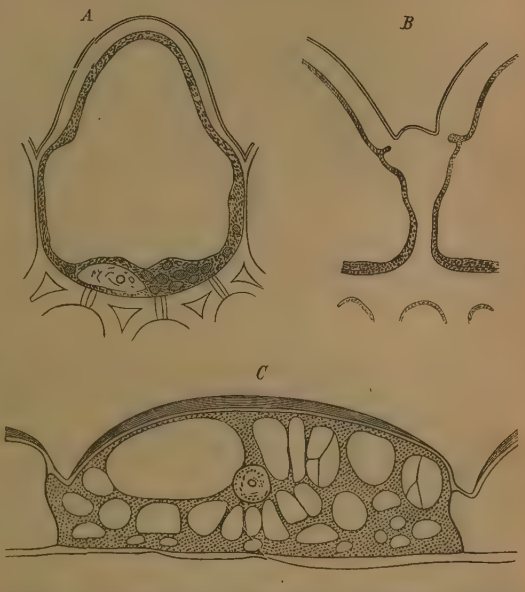


Fig. 240. *A* Sinneszelle mit Fühlpapille auf der Oberseite des Filamentes von Berberis vulgaris. *B* tüpfelartige Membranverdünnung der Papillenwand in den Zellecken (Berberis vulgaris). *C* Sinneszelle eines Filamentes von Abutilon striatum; Außenwand eingedrückt; die verdünnte Stelle rechts hat eine Einknickung, die links eine Ausbauchung erfahren.

Bei Abutilon striatum[12]) sind die freien Enden der miteinander verwachsenen Staubblätter namentlich gegen die Anthere zu ringsum reizbar. Die Bewegung erfolgt gegen die berührte Seite zu. Die mäßig längsgestreckten Sinneszellen sind namentlich im oberen Teile des Filamentes sehr ausgesprochen papillös (Fig. 240 *C*). Die schalenförmige Außenwand ist mit einer ungewöhnlich starken, längspefältelten Cuticula versehen. Gegen die Ränder der Außenwand wird die Cuticula bedeutend dünner. Da die Zelluloseschichten der Außenwände zart sind, so ist mit dem Dünnerwerden der Cuticula eine beträchtliche Verdünnung der ganzen Außenwand verbunden. Namentlich die an der Vorwölbung nicht beteiligten, an die Querwände angrenzenden Zellwandpartien sind durch ihre Zartheit ausgezeichnet. Auffallend ist wieder der Plasmareichtum der als Sinneszellen fungierenden Epidermiszellen.

Die Mechanik des Reizvorganges ist nach dem über den Bau der Außen-

wände Gesagten leicht zu verstehen. Der vorgewölbte, dickwandige, mit einer mächtigen Cuticula versehene Teil der Außenwand repräsentiert eine relativ starre Schale, die ringsum mit einem dünnen Hautgelenk versehen ist. Dieses Gelenk erfährt seine vollkommenste Ausbildung an beiden Zellenden. Wenn ein fester Körper auf die Schale drückt, so findet eine entsprechende Verbiegung der Gelenkstellen statt (Fig. 240 *C*). Wegen der mehr oder minder exzentrischen, gegen das untere Zellende verschobenen Lage der Schale ist die Art der Verbiegung am oberen Zellende eine andere als am unteren. Am oberen Zellende wird eine scharfe Einknickung des dünnen Hautgelenks erfolgen, am unteren Zellende eine noch stärkere Vorwölbung. Die angrenzende Plasmahaut wird also am oberen Hautgelenk stark gezerrt, am unteren etwas weniger stark gedrückt werden.

Bei den von mir untersuchten Malvaceen mit nicht reizbaren Filamenten (Malva, Hibiscus, Anoda, Lavatera) ist die Epidermis der Filamente glatt, nicht papillös; die Außenwände (samt der Cuticula) sind ziemlich zart und ihre Randpartien nicht verdünnt. —

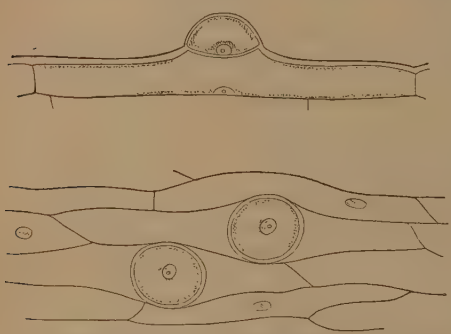


Fig. 241. Fühlpapillen der Ranken von Eccremocarpus scaber in der Längsschnitts- und Oberflächenansicht.

An Ranken kommen Fühlpapillen ziemlich selten vor[13]). Bei den Fumariaceen Adlumia cirrhosa und Corydalis claviculata, ferner bei Clematis viticella finden sich an den vorzugsweise empfindlichen Unterseiten der Blattstielranken zwischen den gewöhnlichen, langgestreckten, schmalen, nicht papillösen Epidermiszellen in größerer Anzahl kürzere und breitere Zellen vor, deren dünne Außenwände stark vorgewölbt sind. Diese Zellen sind zur Reizperzeption natürlich besonders geeignet. Bei Clematis vitalba treten die auffallend dünnwandigen, papillösen Sinneszellen, die im Gegensatze zu den gestreckten Epidermiszellen mehr minder isodiametrisch sind, entweder vereinzelt oder zu vorspringenden »Fühlpolstern« vereinigt auf; an ihrer der Blattspitze zugekehrten Seite ist stets ein einzelliges, rel. dickwandiges steifes Haar inseriert, das eventuell als Stimulator dient. (Vgl. S. 547).

Besonders interessant und auffallend sind die einzelligen Fühlpapillen an den wiederholt dichotom verzweigten Seitenranken des Laubblattes von Eccremocarpus scaber, einer in Chile einheimischen Bignoniacee. Die Ranken 1., 2. und 3. Ordnung, sowie die kurzen, hakenförmig gekrümmten Endästchen sind auf ihren Unterseiten viel empfindlicher, als auf den Oberseiten. Dementsprechend treten die zahlreichen Fühlpapillen hauptsächlich auf den Unterseiten auf; an den Endhäkchen kommen sie ausschließlich hier vor. Jede Fühlpapille ist einzellig und besitzt die Gestalt eines halbkugeligen oder linsenförmigen Vorsprunges, der einer langgestreckten Epidermiszelle auf ihrer starkverbreiterten Mitte aufsitzt (Fig. 241). So lange die Ranken noch jung und sehr empfindlich sind, zeichnet sich die glatte Außenwand der Fühlpapillen

durch ihre große Zartheit aus; ihre Dicke beträgt nur 1,5—2 μ, während die angrenzenden Epidermiswände ungefähr doppelt so dick sind. Der Plasmakörper ist in Gestalt eines kräftigen Wandbelegs ausgebildet; der Zellkern liegt stets der Mitte der unteren Zellwand an.

In all diesen Fällen werden die besprochenen Fühlpapillen und Fühlpolster wegen ihrer exponierten Lage und Dünnwandigkeit auch dann als bevorzugte Stellen der Reizperzeption in Betracht kommen, wenn die Empfindlichkeit ihrer Protoplasten nicht größer sein sollte, als die der übrigen Epidermiszellen.

C. Die Fühlhaare und Fühlborsten.

Zur Aufnahme mechanischer Reize sind ein- oder mehrzellige Haargebilde besonders geeignet. Denn erstens bieten sie durch ihre exponierte Stellung dem Reiz eine sehr günstige Angriffsstelle dar und zweitens ermöglichen sie durch Hebelwirkung eine strenge Lokalisierung der durch den Reiz verursachten Deformation, so daß die lebendige Kraft des Stoßes möglichst ausgenützt werden kann und eine besonders ausgiebige Deformation der reizempfänglichen Stelle zur Folge hat.

Im einfachsten Fall hat das betreffende Haar oder die Borste überhaupt keine andere Aufgabe, als die der rein mechanischen Übertragung eines Stoß- oder Berührungsreizes auf das sensible Bewegungsgewebe. Derartige Einrichtungen — es müssen nicht immer Haargebilde sein — habe ich zum Unterschied von den Sinnesorganen im engeren Sinne des Wortes als Stimulatoren bezeichnet. Ein typisches Beispiel dafür sind die Borsten an den primären Gelenkpolstern von Mimosa Spegazzinii[14]). Aus dickwandigen, verholzten mechanischen Zellen bestehend, die ein nach oben zu in eine einzige Zelle auslaufendes Bündel bilden, ist die Borste mit einem spitzkegelförmigen, besonders dickwandigen Fortsatz tief in das reizbare Bewegungsgewebe der unteren Polsterhälfte eingekeilt. So steckt der Borstenfuß im reizbaren Gewebe wie der »Dorn im Fleisch«, und es ist leicht einzusehen, daß bei einer wenn auch nur leichten Biegung der steifen Borste die an den kegelförmigen Fortsatz angrenzenden Zellen besonders ausgiebige Deformationen erfahren müssen. In dieser Funktion wird der Fortsatz wahrscheinlich auch von den ziemlich zahlreichen und relativ großen Kalkoxalatkristallen unterstützt, die in den benachbarten Parenchymzellen enthalten sind. — Auch bei Mimosa pudica fungiert die Mehrzahl der auf der Unterseite des primären Blattstielgelenkes auftretenden Borsten in dieser Weise; sie haben nur die Bedeutung von Stimulatoren.

Die zahnartigen Vorsprünge an den fertilen Staubblättern und Staminodien von Sparmannia africana stellen einen anderen Typus von Stimulatoren[15]) vor. Sie treten nur am oberen Teile des Filamentes, und zwar auf seiner Außen- bzw. Unterseite auf, sind mehr oder minder widerhakenförmig gestaltet und werden der Hauptsache nach von vorspringenden Querfalten der Epidermis gebildet. Die glatte Oberseite des Filamentes ist nicht empfindlich; wenn man aber mit einer Borste oder Nadel über die Unterseite des Filamentes streift, so wird die Reizbewegung ausgelöst: der Staubfaden krümmt sich, und zwar hauptsächlich an seiner Basis nach außen, gegen die Krone zu. Dabei tritt die Krümmung viel prompter ein, wenn man mit der Nadel nach aufwärts streift,

d. i. also gegen die basalwärts gerichteten Widerhaken, als wenn die Nadel nach abwärts gleitet. Die zahnartigen Vorsprünge wirken sonach als Stimulatoren, indem sie die gleichmäßige Reibung des Filamentes in eine Anzahl von zerrenden Stößen umwandeln. In der freien Natur wird beim Insektenbesuch ganz Ähnliches stattfinden.

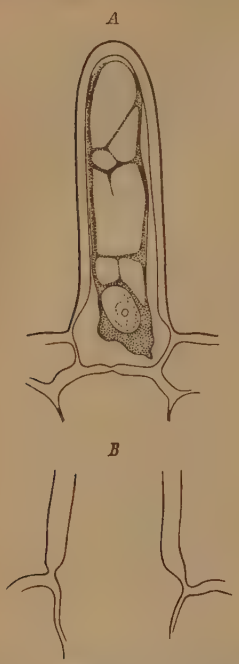


Fig. 242. *A* Fühlhaar am obersten Teile der Säule von Mormodes Buccinator (plasmolysiert). *B* unterer Teil eines Fühlhaares mit besonders deutlichem Gelenk.

Gehen wir nun zu den Fühlhaaren und Fühlborsten im eigentlichen Sinne des Wortes über, so wären zunächst die einzelligen Fühlhaare von Mormodes[16]), einer Orchideengattung, zu erwähnen, die wie Catasetum ihre Pollinarien fortschleudert. Die gedrehte Säule wird von dem eigentümlich gestalteten Labellum — bei Mormodes Buccinator ist es trompetenförmig — bedeckt und gedrückt; wenn sich auf ihm ein Insekt niederläßt, wird dieser Druck vergrößert, und die am obersten Teile der Säule reichlich vorhandenen Fühlhaare werden verbogen und dadurch gereizt. Die Folge davon ist, so wie bei Catasetum, zunächst eine Lockerung des gespannten Stielchens (Stipes), worauf dann die Schleuderbewegung erfolgt. — Am obersten Teile der Säule wächst jede Epidermiszelle zu einem kurzen Fühlhaar aus, das ungefähr 4—6 mal so lang als dick, an seiner Spitze abgerundet und an seiner Basis ringsum mit einer mehr oder minder verdünnten Wandzone versehen ist (Fig. 242). Durch das Vorhandensein eines solchen basalen Gelenkes, das beim Verbiegen eine starke Deformation der angrenzenden Plasmahaut möglich macht, erinnern die Fühlhaare von Mormodes Buccinator sehr an die Fühlpapillen von Berberis.

Fig. 243. Fühlhaar eines Filamentes von Centaurea montana; das Filament ist querdurchschnitten, man sieht daher nur eine Zelle des Fühlhaares.

Zweizellige Fühlhaare kommen an den reizbaren Filamenten zahlreicher Cynareen[17]) vor. Am eingehendsten habe ich sie bei der Gattung Centaurea untersucht. Die Fühlhaare treten in der Regel auf allen Seiten des Filamentes auf; gewöhnlich sind sie an seiner mittleren Zone am reichlichsten und längsten, dem unteren Teile fehlen sie. Bei Centaurea Cyanus sind die Fühlhaare in der Mitte des Filamentes zu einem Kragen vereinigt, der auf der Außenseite durch Verwachsung der Haare zu einer gefransten Schuppe wird. — Jedes Fühlhaar besteht aus zwei langgestreckten, parallel übereinander gelagerten Zellarmen, die durch Auswachsen zweier benachbarter Epidermiszellen zustande kommen. Bei

Centaurea jacea und Cyanus sind die Haarwände dünn, so daß das Haar seiner ganzen Länge nach leicht zu verbiegen ist. Wenn das Haar mehr oder minder dickwandig wird, so tritt an der Basis gewöhnlich eine verdünnte Stelle auf, die als Gelenk fungiert (Fig. 243). Doch ist sie nicht ringsum entwickelt, sondern nur auf Querschnitten durch das Filament zu sehen (C. montana, orientalis); sie erleichtert demnach bloß die seitliche Verbiegung des Haares. — Daß die beschriebenen Haare tatsächlich Perzeptionsorgane sind, läßt sich experimentell feststellen. Wenn man nämlich an freipräparierten Filamenten mit einer Borste oder Nadel vorsichtig die Haare streift, ohne das Filament selbst zu berühren oder zu biegen, so wird die Reizbewegung ausgelöst. Am besten läßt sich dieser Versuch mit den Filamenten von C. orientalis anstellen. Wenn ein Insekt das Blütenköpfchen besucht und seinen Rüssel in die Kronenröhre einführt, um Nektar zu saugen, so muß es mit Notwendigkeit zahlreiche Haare streifen und so die Reizung bewirken. —

An den für Stoßreize empfindlichen Laubblättern von Biophytum sensitivum und Mimosa pudica[18]) habe ich gleichfalls Fühlhaare, bzw. Fühlborsten aufgefunden. Das sensible Bewegungsgewebe dieser »Sinnpflanzen« kann durch Erschütterung direkt gereizt werden; es ist aber auch durch Vermittelung der genannten Sinnesorgane reizbar, deren leichte Berührung die Reizbewegung auslöst. Wahrscheinlich handelt es sich dabei um eine Schutzeinrichtung gegen aufkriechende Insekten, die durch Berührung der Fühlhaare die Reizbewegung bewirken und dann fliehen oder auch abgeworfen werden.

Fig. 244. Medianer Längsschnitt durch ein Fühlhaar der Blattspindel von Biophytum sensitivum; von der als Stimulator fungierenden Haarzelle ist nur der untere Teil dargestellt.

Bei Biophytum sensitivum kommen die Fühlhaare bloß auf der Blattspindel und auf den Fiederblättchen vor. Auf jener bilden sie eine einzige Querreihe zwischen den beiden Fiederblättchen jedes Paares, bzw. deren Gelenken; jede Querreihe besteht aus 4—7 Haaren. Außerdem sind noch an der Grenze zwischen den Gelenken der Fiederblättchen und der Spindelachse 3—4 Haare vorhanden. Auch auf der Oberseite der Fiederblattspreiten treten sie auf, und zwar 6—12 auf dem Mittelnerv, 5—18 auf den Seitennerven oder in den Maschen des Bündelnetzes. Der Blattunterseite fehlen sie. Wie leicht einzusehen, ist diese Verteilung der Fühlhaare sehr günstig, wenn die ökologische Aufgabe der Reizbewegung darin besteht, das Laubblatt gegen aufkriechende Insekten zu schützen.

Der anatomische Bau des Fühlhaares ist sehr interessant (Fig. 244). Das eigentliche Haar besteht aus einer einzigen, zugespitzten, 0,9—1,2 mm langen, sehr dickwandigen Zelle. Die Wände sind bis zur Basis stark verholzt. Die Basis der Haarzelle ist schräg inseriert; auf ihrer konkaven Seite befindet sich hier ein Gewebepolster, das beiderseits auch die Flanken umfaßt, die konvexe Rückseite des Haares aber vollständig frei läßt. Dieses Polster springt nicht

nur kräftig nach außen vor, sondern legt sich auch in eine Einbuchtung der Haarzelle hinein, deren Wand hier meist etwas stärker verdickt ist. Bei den Haaren der Blattspindel ist am Aufbau des Polsters nur die Epidermis beteiligt, die hier aus etagenförmig übereinander gelagerten, quertafelförmigen Zellen besteht. Sie sind entschieden plasmareicher als die gewöhnlichen Epidermiszellen, zartwandig und stellen zweifellos die Sinneszellen des Fühlhaares vor. Bei den Haaren der Fiederblättchen ragen auch noch einige Palisadenzellen, einen kegelförmigen Fortsatz bildend, in das Polster hinein, doch ist kein Grund vorhanden, sie gleichfalls als Perzeptionszellen zu betrachten.

Wird nun die steife Haarzelle, die nichts anderes als einen langen Hebel vorstellt, niedergebogen, so wird das sensible Polster an ihrer Basis entsprechend zusammengedrückt; so muß eine starke Reizung bewirkt werden. Der ganze Apparat ist mithin einer einfachen Korkpresse vergleichbar. Natürlich kann auch durch das Zurückbiegen des Haares, wobei das Polster stark gezerrt wird, die Reizung erfolgen. — Ganz ähnlich gebaute Fühlhaare habe ich auch bei Biophytum proliferum beobachtet.

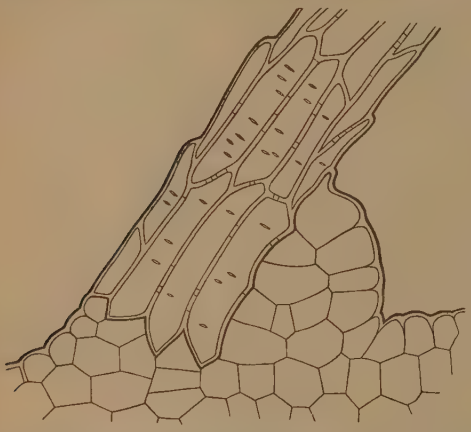


Fig. 245. Unterer Teil einer Fühlborste des primären Gelenkpolsters von Mimosa pudica.

Bei Mimosa pudica kommen auf der sensiblen Hälfte des primären Gelenkpolsters 10—25 Borsten vor, die meist schräg aufwärts gerichtet und 1—2,5 mm lang sind. Sie bestehen aus einem gegen die Spitze zu sich konisch verjüngenden Bündel prosenchymatischer Zellen mit mehr oder minder verdickten und verholzten Wänden. Der Bau der Borstenbasis ist verschieden. Im einfachsten Falle reicht das Bündel mechanischer Zellen bis zur Insertionsfläche der Borste hinab und verzahnt sich hier mit dem reizbaren Parenchym des Gelenkes. Diese Borsten können nur als Stimulatoren fungieren (vgl. S. 547). In anderen Fällen sitzt die Borste auf einem niedrigen Postament, das von den zartwandigen Zellen des reizbaren Parenchyms gebildet wird. Rechnet man dieses Postament noch zur Borste, so kann bereits von einer Fühlborste gesprochen werden. Ein dritter Typus ist dadurch charakterisiert, daß auf der Konkavseite der schräg inserierten Borste ein basales Gewebepolster vorhanden ist, das sich von den mechanischen Zellen scharf abgrenzt (Fig. 245). An seiner Basis ist stets eine seichte, doch scharf ausgeprägte Querfurche vorhanden, die Andeutung eines Gelenkes, das auf ein Niedergedrückt- oder Zurückgebogenwerden der Borste berechnet ist. Die Ähnlichkeit dieser Borsten mit den Fühlhaaren von Biophytum ist eine sehr große: das Bauprinzip ist dasselbe. Daß das Parenchym des Polsters an der Borstenbasis reizbar ist,

kann nicht bezweifelt werden, da es ja nichts anderes vorstellt als einen Auswuchs des reizbaren Parenchyms des Gelenkpolsters. — Von der Funktion dieser verschiedenen Borstenformen als Simulatoren und Sinnesorgane kann man sich leicht durch das Experiment überzeugen. Wenn man eine derselben mit einer Nadelspitze oder einer Borste berührt, so daß sie etwas gebogen wird, so tritt sofort die Reizbewegung ein, der Blattstiel senkt sich.

Mit sehr vollkommen gebauten Fühlborsten sind auch die beiden insektenfressenden Pflanzen Aldrovandia vesiculosa und Dionaea muscipula ausgerüstet. Ihre Funktion als Perzeptionsorgane ist für Dionaea zuerst von Sydenham Edwards (1804), für Aldrovandia von Ferd. Cohn (1861) erkannt worden.

Bei der submersen Aldrovandia vesiculosa[19]) klappen die beiden annähernd halbkreisförmigen Hälften der Blattspreite plötzlich zusammen, wenn eine der auf der Blattoberseite vorhandenen Fühlborsten berührt wird. Diese treten hauptsächlich zu beiden Seiten des Mittelnervs auf (18—20). In geringerer Anzahl sind sie auch auf dem die Blase bildenden Teile der Blattspreite, besonders gegen den Rand zu, vorhanden. Die Fühlborste besteht in den unteren Teilen aus vier, in dem obersten Teil aus zwei nebeneinander verlaufenden Zellreihen, die 5—7 Etagen bilden (Fig. 246). Die unterste Etage ist kurzzellig und bildet das Fußstück. Dann folgen 1—3 Etagen langgestreckter Zellen, deren Außenwände ziemlich stark verdickt sind, während die inneren Wände zart bleiben. Hierauf folgt eine auffallend kurzzellige Etage (Fig. 246 *B*), deren Zellen bloß ungefähr doppelt so lang als breit sind und dünne Außenwände besitzen. Diese Etage repräsentiert den reizperzipierenden Teil, das Gelenk des Haares. Die obersten Etagen endlich sind wieder langzellig und mit verdickten Außenwänden versehen, doch ist die Verdickung hier weniger stark als in den unteren Teilen des Haares. Die beiden Endzellen weichen an ihrer Spitze meist etwas auseinander. Sämtliche Zellen des Haares besitzen einen wohlentwickelten Plasmaschlauch mit ziemlich großem, meist spindelförmig zugespitztem Zellkern. — Bei einem Stoß auf den oberen Teil des Haares wird dieses nicht seiner ganzen Länge nach gebogen. Da die ober- und unterhalb des Gelenkes gelegenen Haarteile zufolge der Verdickung ihrer Außenwände steif und biegungsfest gebaut

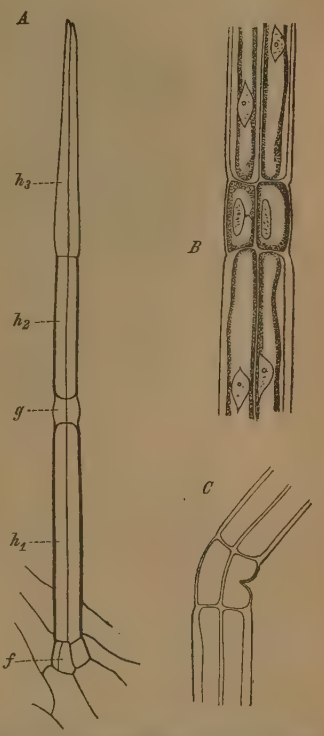


Fig. 246. Bau der Fühlhaare von Aldrovandia vesiculosa. *A* ein Fühlhaar (schwach vergrößert); *f* Fußstück, h_1, h_2 und h_3 die langzelligen Etagen mit dickeren Außenwänden, *g* reizperzipierendes Gelenk. *B* Gelenk mit den angrenzenden Teilen des Haares. *C* Gelenk im gebogenen Zustande.

sind, so tritt eine scharfe Knickung des Haares im Gelenk ein, dessen Zellen auf der Konvexseite stark gezerrt, auf der Konkavseite stark gepreßt werden. Auf letzterer Seite stülpt sich die Außenwand, eine Querfalte bildend, bei stärkerer Knickung nach innen ein (Fig. 246 *C*). So kommt es zu sehr ausgiebigen Deformationen der Plasmakörper in den Gelenkzellen. Der ganze Bau des Haares zielt offenbar darauf ab, die mechanische Wirkung des Stoßes auf eine bestimmte Stelle des Haares zu konzentrieren. Daß diese Stelle der reizperzipierende Teil des Haares sein muß, ist eine unabweisliche Folgerung.

Nach demselben Prinzip sind auch die viel derberen Fühlborsten auf den reizbaren Blattspreiten von Dionaea muscipula gebaut[20]). Auf jeder Spreiten-

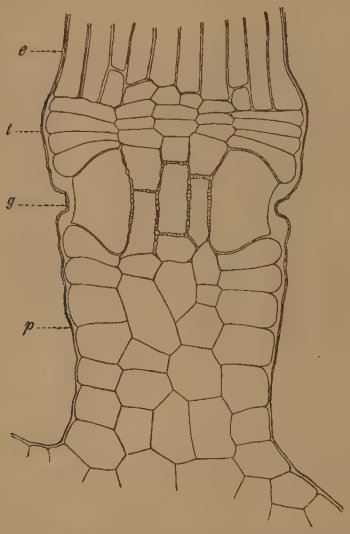


Fig. 247. Längsschnitt durch den unteren Teil einer Fühlborste von Dionaea muscipula. *p* parenchymatisches Postament der Borste. *g* reizperzipierendes Gelenk. *t* tafelförmige Zellen über dem Gelenk. *e* gestreckte Endzellen der Borste.

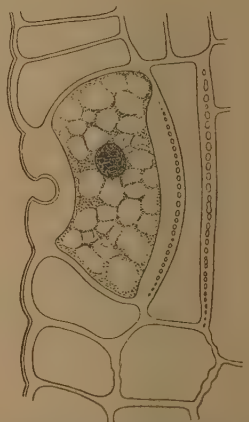


Fig. 248. Eine Sinneszelle der Fühlborste von Dionaea muscipula mit ihrem Protoplasten. Vergr. 700.

hälfte treten drei Borsten auf, die so angeordnet sind, daß sie ein ungefähr gleichseitiges Dreieck bilden. Obgleich die Reizbewegung, das Zusammenklappen der beiden Blatthälften, auch dann erfolgt, wenn die Epidermis der Blattoberseite ohne Berührung der Haare genügend stark gerieben wird, so ist es doch sicher, daß in den Borsten die Reizbarkeit eine bedeutend erhöhte ist, da schon eine ganz leichte Berührung bloß einer Borste genügt, um das Zusammenklappen herbeizuführen.

Die ganze Fühlborste, von der Spitze bis zur Insertion, gliedert sich in vier Teile; diese sind:

1. Das steife, ungefähr 1 mm lange, spitzkegelförmige Endstück, das den mechanisch wirksamen Teil des ganzen Apparates, den als Stimulator fungierenden Hebelarm repräsentiert. Es besteht aus lebenden, langgestreckten prosenchymatischen Zellen, deren Wände mäßig verdickt und nicht verholzt sind (Fig. 247 *e*).

2. Daran grenzt eine aus quertafelförmigen Zellen bestehende Gewebsschicht, die in der Mitte aus 2—3, am Rande, wo die Epidermis an ihrem Aufbau beteiligt ist, aus 3—4 Zellagen besteht (Fig. 247*t*). Die Zellen enthalten sämtlich lebende Plasmakörper, obgleich ihre Wände mehr oder minder verkorkt sind.

3. Das von Oudemans entdeckte reizbare Gelenk der Borste wird äußerlich vor allem durch eine ringsherum laufende starke Einschnürung gekennzeichnet (Fig. 247*g*, 248). Es besteht aus einem Kranze von radial tafelförmigen, bzw. keilförmigen Sinneszellen (den umgewandelten Epidermiszellen) und einem zentralen Zellbündel. — Die Sinneszellen enthalten einen kräftig entwickelten Plasmakörper mit zentralem Zellkern (Fig. 248); ihre Außenwände sind stark verdickt und nur am Grunde der Gelenkfurche bedeutend dünner. Sie werden von einer kräftigen Cuticula bedeckt, die auf ihrer Innenseite mit zahlreichen winzigen Knötchen und Zähnchen versehen ist. Auch die radialen Längswände, sowie die Innenwände der Sinneszellen sind ansehnlich verdickt und von zarten Plasmafasern durchzogen, so daß die Protoplasten der Sinneszellen nicht nur untereinander, sondern auch mit den Protoplasten des zentralen Zellbündels zusammenhängen. — Dieses letztere ist in der Regel zwei Zellagen hoch und auf medianen Längsschnitten drei Zellagen breit. Seine stark lichtbrechenden Wände sind verdickt; den Mittellamellen sind zahlreiche, stark lichtbrechende Körnchen und Plättchen aus cutinartiger Substanz eingelagert (Fig. 248). Die wichtigste Aufgabe des zentralen Zellbündels dürfte darin bestehen, den durch Deformierung der Sinneszellen bewirkten Erregungszustand dem Postamente der Fühlborste, bzw. der Lamina zuzuleiten.

Fig. 249. Gebogene Fühlborste von Dionaea muscipula; auf der konvexen Seite bei *a* ist die Membranfalte ausgezogen, auf der konkaven Seite bei *b* noch stärker ausgeprägt.

4. Der unterste Teil der Fühlborste wird von einem zylindrischen parenchymatischen Postament gebildet, das an seiner Basis nicht verbreitert, sondern eher dünner ist als oben (Fig. 247*p*). Bei stärkerer Biegung der Borste kann demnach auch das Postament verbogen werden, was insofern von Vorteil ist, als dadurch zu starke Deformationen des eigentlichen Gelenkes vermieden werden.

Wie zuerst Goebel erkannt hat, sind es die Zellen der Gelenkzone, die bei einer Biegung der Borste am stärksten deformiert werden; hier findet demnach zweifelsohne die Reizperzeption statt. Man kann sich von dem Ausmaß der Deformation leicht ein Bild verschaffen, wenn man eine Fühlborste unter dem Mikroskop biegt, indem man mit einer Nadel an den oberen steifen Teil der Borste stößt; man sieht dann direkt, daß die Biegung hauptsächlich an der eingeschnürten Gelenkstelle erfolgt. Auf der konvexen Seite wird die Membranfalte ausgezogen, auf der konkaven wird sie noch schmäler und tiefer (Fig. 249). In einem bestimmten Falle betrug die Breite der ganzen Gelenkstelle im ungebogenen Zustande 19 Teilstriche des Okularmikrometers, nach erfolgter Biegung dagegen auf der Konvexseite 23 Teilstriche; das entspricht einer Ver-

längerung von 21 Prozent. Die großen tafelförmigen Randzellen des Gelenkes erfahren dabei weitgehende Deformationen, woraus man folgern darf, daß sie es sind, welche den Reiz perzipieren.

Im Anschlusse an die Fühlhaare und Fühlborsten ist noch jenes eigentümliche, flachpinselförmige Anhängsel zu besprechen, das an dem reizbaren Labellum der Blüte verschiedener Pterostylisarten vorkommt und das Sinnesorgan der Lippe vorstellt[21]).

Das Labellum der in Australien, Neuseeland und Neukaledonien einheimischen Orchideengattung Pterostylis besteht aus einer schmalen »Platte« (Fig. 250 *A*, *l*) und einem kürzeren oder längeren »Nagel« (*n*). An der Basis der Platte, dort, wo sie in den Nagel übergeht, befindet sich auf der Oberseite ein verschieden geformtes Anhängsel (*a*). Wenn sich ein kleines Insekt auf der Lippenplatte

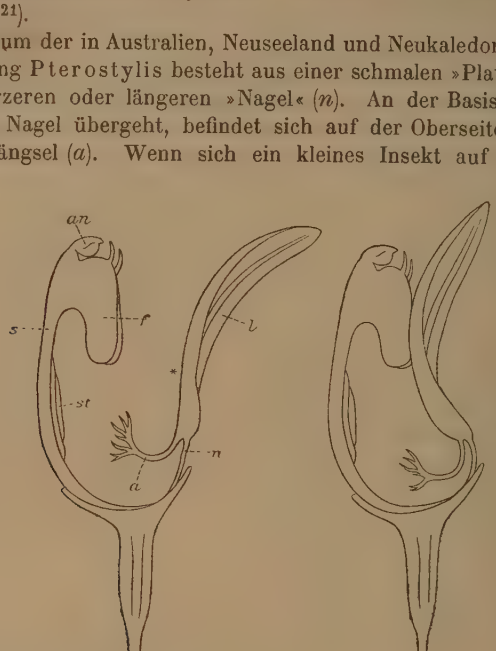


Fig. 250. Pterostylisblüten nach dem Typus von Pt. curta, halbschematisch. Das Perianth ist mit Ausnahme des Labellums wegpräpariert. *A* Blüte mit ungereiztem, *B* Blüte mit gereiztem Labellum; *s* Säule, *an* Anthere, *f* flügelförmige Anhängsel der Säule, *st* Narbe, *l* Lippenplatte, *n* Nagel (Bewegungsorgan), *a* Anhängsel des Labellums (Sinnesorgan).

niederläßt und vorwärts kriecht, so löst es die Reizbewegung der Lippe aus; durch plötzliche Einkrümmung des Nagels, der das Bewegungsorgan vorstellt, wird die Platte zurückgeschlagen (Fig. 250 *B*) und das Insekt in der Blüte eingeschlossen. Ein Entweichen ist nur möglich, indem es auf der Säule emporkriecht, eventuell mitgebrachte Pollenmassen an der Narbe (*st*) abstreift, und sich dann zwischen den beiden am oberen Ende der Säule befindlichen flügelartigen Anhängseln (*f*) durchzwängt. Hat es diesen Durchgang passiert, so muß es mit Notwendigkeit das Rostellum streifen und die Pollinien mitnehmen.

Es war nun schon von vornherein sehr wahrscheinlich, daß bei Pterostylis curta, striata, coccina, truncata und verwandten Formen die Reizbewegung der Lippe erst dann ausgelöst wird, wenn das Insekt beim Einwärtskriechen das Anhängsel berührt. Bei den genannten Arten besteht dieses aus einem bandförmigen unteren Teil, der sich bogig aufwärts krümmt und einem am Rande

in zahlreiche Lappen und Zipfel aufgelösten oberen Teil, der dicht mit kurzen, zartwandigen Haaren versehen ist. Bau und Stellung dieses merkwürdigen Organes sprechen bereits entschieden dafür, daß es das Sinnesorgan der Lippe vorstellt. Doch bedurfte diese Annahme noch des experimentellen Beweises. Er ist von Sargent und mir erbracht worden. Wenn man das Labellum von Pterostylis curta mit einem Barthaar zu reizen versucht, so tritt die Reizbewegung erst ein, wenn der pinselförmige obere Teil des Anhängsels berührt oder gestreift wird. Dabei genügt schon eine ganz sanfte Berührung, um die Bewegung auszulösen. Ober- und Unterseite des Labellums sind nicht reizbar, wohl aber bei hochgradiger Empfindlichkeit der Rand des untersten Teiles der Lippenplatte, der dicht mit kleinen, zartwandigen, basalwärts gerichteten Epidermispapillen besetzt ist. Das eigentliche Sinnesorgan stellt aber zweifellos das pinselförmige Anhängsel der Lippe vor.

Masdevallia muscosa[22]), eine in Neugranada einheimische Orchidee, besitzt gleichfalls ein reizbares Labellum. Wie F. W. Oliver gezeigt hat, wird die Reizbewegung seines Gelenkes nur dann ausgelöst, wenn das Insekt die auf der Oberseite der Lippenplatte befindliche, mediane Fühlleiste berührt. Die als Sinnesepithel entwickelte Epidermis der Leiste ist auffallend kleinzellig und zartwandig, die Außenwände sind papillös vorgewölbt. Die ökologische Bedeutung der Reizbewegung ist dieselbe, wie bei Pterostylis. Durch das sich zurückkrümmende Labellum wird das Insekt in der Blüte eingeschlossen und muß beim Entweichen die Fremdbestäubung vermitteln.

III. Die Sinnesorgane für den Schwerkraftreiz.

A. Allgemeines.

Die meisten Pflanzen haben die Fähigkeit, sich im Raume zu orientieren, um ihren einzelnen Organen eine zweckmäßige Lage erteilen zu können. Das wichtigste Mittel zu dieser Orientierung im Raum ist das Vermögen, die Richtung, in der die Schwerkraft wirkt, wahrzunehmen und dann die betreffenden Organe entsprechend einzustellen: der Geotropismus. Die Hauptstämme und -stengel, sowie die Hauptwurzeln der höher entwickelten Pflanzen stellen sich in die Lotlinie ein; sie sind positiv geotropisch, wenn sie vertikal abwärts, negativ geotropisch, wenn sie vertikal aufwärts wachsen und, aus dieser Lage herausgebracht, sich durch entsprechende Krümmungsbewegungen wieder in die Vertikalstellung zurückbegeben. Positiv geotropisch sind bekanntlich die meisten Hauptwurzeln, negativ geotropisch die Hauptsprosse. Dagegen sind die Seitenzweige und Seitenwurzeln in der Regel diageotropisch, d. h. sie schließen in der Ruhelage mit dem Erdradius bestimmte Winkel ein. Ist dieser Winkel ein rechter, wie bei vielen Rhizomen, ist also die Ruhelage eine horizontale, so spricht man von Transversalgeotropismus.

Daß die lotrechte Wachstumrichtung von Stengel und Wurzel tatsächlich durch die Schwerkraft bedingt wird, hat zuerst Knight[23]) (1806) durch seinen berühmten Rotationsversuch bewiesen. Indem er seine Versuchspflanzen, besonders keimende Samen, an einem in der Vertikalebene rasch rotierenden Rade

befestigte, erzielte er zweierlei für die Pflanzen ganz neue Verhältnisse: erstens wurde durch die Rotation um eine horizontale Achse jede einseitige Schwerkraftwirkung ausgeschaltet, und zweitens wurden die Pflanzen der Wirkung der Zentrifugalkraft ausgesetzt, die gleich der Schwerkraft den Körpern eine Massenbeschleunigung erteilt. Das Resultat des Versuches war, daß die Wurzeln nach außen, die Stengel nach innen wuchsen, daß sie also in ihrer Wachstumrichtung von der Zentrifugalkraft in analoger Weise beeinflußt wurden, wie sonst von der Schwerkraft. Wenn die Keimpflanzen an einem in der Horizontalebene rotierenden Rade befestigt waren, wenn also Schwerkraft und Fliehkraft gleichzeitig, aber in verschiedener Richtung einwirkten, dann kombinierten sich beide Kräfte, die Wurzeln wuchsen nach außen schräg abwärts, die Stengel nach innen schräg aufwärts. Schwerkraft und Fliehkraft wirken also in analoger Weise auf die Pflanze ein, sie können einander ersetzen. Daraus folgt unabweislich, daß die lotrechte Wachstumsrichtung der Stengel und Wurzeln eine Wirkung der Schwerkraft ist.

Die Rotationsversuche von Knight lehren aber zugleich, wie die Schwerkraft auf die für sie empfindlichen Pflanzenorgane wirkt. Sie kann nur durch Massenbeschleunigung, durch eine Gewichtswirkung zur Geltung kommen und das sensible Plasma reizen. Diese Gewichtswirkung wird im Inneren der sensiblen Zellen durch feste Körperchen ausgeübt, welche spezifisch schwerer sind, als der Zellsaft, beziehungsweise das zähflüssige Protoplasma, und die also auf die Plasmahäute der physikalisch unteren Zellwandungen, auf diese herabsinkend, einen Druck ausüben. Als solche feste Körperchen wurden von mir und Nèmec die Stärkekörner erkannt, deren spezifisches Gewicht ungefähr 1,5 beträgt; doch können natürlich auch andere feste Körperchen, wie Kalkoxalatkristalle, Kieselkörper usw. die Rolle von Statolithen übernehmen: so dürfen wir nämlich die Körperchen nennen, die den Schwerkraftreiz durch ihr Gewicht auf die sensiblen Plasmahäute übertragen.

Nach der von Noll angebahnten, von mir und Němec[24]) begründeten Auffassung erfolgt also die Perzeption des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen in analoger Weise, wie bei den Tieren; durch die Untersuchungen von Ernst Mach, Breuer, Chun, Delage, Th. W. Engelmann, Verworn u. a. ist nämlich vor langem festgestellt worden, daß der sogenannte Otolithenapparat so vieler, namentlich niederer Tiere kein Gehörorgan, sondern ein Gleichgewichtsorgan zur Wahrnehmung der Schwerkraftrichtung vorstellt. Für die früher als »Gehörsteinchen, Otolithen« bezeichneten Gebilde, die durch ihren Druck den Schwerkraftreiz vermitteln, ist deshalb von Verworn der Ausdruck »Statolithen« vorgeschlagen worden. —

In den Fällen weniger weit vorgeschrittener Anpassung ist bei den Pflanzen ein besonderes Sinnesorgan für den Schwerkraftreiz noch nicht ausgebildet; auch Zellen mit anderer Hauptfunktion können, sofern sie Stärkekörner oder überhaupt spezifisch schwerere (oder auch leichtere) Körperchen besitzen, in den Dienst der Reizaufnahme gestellt werden. Bei vollkommener Anpassung dagegen besitzt das geotropisch empfindliche und krümmungsfähige Organ sein eigenes Perzeptionsorgan: die anatomisch-physiologische Arbeitsteilung ist streng durchgeführt.

Ein solches Sinnesorgan für den Schwerkraftreiz setzt sich bei den

höher entwickelten Pflanzen in der Regel aus mehreren, meist zahlreichen Sinneszellen, den »Statocysten« zusammen. Jede Sinneszelle besteht im wesentlichen aus zwei Teilen: dem Statolithenapparat, der aus einer kleineren oder größeren Anzahl von leicht beweglichen Stärkekörnern besteht, und den für den Druck der Stärkekörner empfindlichen wandständigen Plasmahäuten. Wenn sich das betreffende Organ in der geotropischen Gleichgewichtslage befindet, so wird der Druck der Stärkekörner auf die physikalisch unteren Plasmahäute nicht empfunden, oder wenigstens nicht mit einer Reizbewegung beantwortet. Bringt man jedoch das Organ aus seiner Gleichgewichtslage heraus, so sinken die Stärkekörner auf die nunmehr nach unten gekehrten Plasmahäute hinüber, und der dadurch ausgeübte neue und ungewohnte Reiz löst nun die geotropische Reizbewegung aus, die das Organ in die Gleichgewichtslage zurückführt.

Welcher Art die Deformationen sind, die die empfindlichen Plasmahäute seitens der auf ihnen lastenden Statolithen erfahren, ist ungewiß. Wahrscheinlich genügt schon der statische Druck der Stärkekörner, die in die Plasmahaut einsinken, um die nötige Deformierung herbeizuführen. Denn auch bei möglichst zitterfreier Aufstellung der Versuchspflanzen erfolgen die geotropischen Krümmungen in gewohnter Weise. Doch wäre es auch möglich, daß schwache Plasmaströmungen eine Reibung der Stärkekörner auf den sensiblen Plasmahäuten bewirken, wodurch dieselben gereizt werden.

Die geotropische Reizung beginnt in dem Augenblicke, als das Organ aus seiner Gleichgewichtslage herausgebracht wird und einige Stärkekörner auf die nunmehr abwärts gekehrten Plasmahäute zu drücken beginnen. Eine Umlagerung der Stärkekörner ist dazu nicht erforderlich. Sehr bald beginnt aber nun das Hinüberwandern der Stärkekörner auf die jetzt unteren Zellwände, womit eine allmähliche Zunahme der Reizintensität verknüpft ist. Diese erreicht ihr Maximum, wenn nach Horizontallegung des positiv oder negativ heliotropischen Organs sämtliche Stärkekörner verlagert sind und auf die untere Plasmahaut drücken. Der Zeitraum, der zur vollständigen Umlagerung erforderlich ist, kann als die »Wanderzeit« der Stärkekörner bezeichnet werden. Sie beträgt ungefähr 5—20 Minuten. Innerhalb ähnlicher Grenzen schwankt auch die geotropische »Präsentationszeit«, d. i. jene minimale Zeitdauer, die notwendig ist, damit der geotropische Reiz eine deutlich wahrnehmbare Reaktion in Form einer geotropischen Nachkrümmung erziele. Wenn man statt mit freiem Auge die ersten Stadien der geotropischen Krümmung mit dem Mikroskop beobachtet, so ergeben sich natürlich noch kürzere Präsentationszeiten; doch folgt daraus nicht mehr, als daß zu erfolgreicher geotropischer Reizung schon die Umlagerung eines Teiles der Statolithenstärke hinreicht.

In allen vollkommener gebauten Statolithenorganen sind die Stärkekörner leicht beweglich, sie folgen mit Leichtigkeit dem Zuge der Schwerkraft und sammeln sich bald auf den physikalisch unteren Zellwänden der Sinneszellen an. Für die Perzeption des Schwerkraftreizes ist dies aber keine unerläßliche Voraussetzung. Denn auch dann, wenn die Stärkekörner infolge größerer Konsistenz des Cytoplasmas, in das sie eingeschlossen sind, in ihrer Lagerung von der Schwerkraft so gut wie gar nicht beeinflußt werden und gleichmäßig über alle Wände verteilt sind, muß natürlich jener Teil der Stärkekörner, der den physikalisch unteren Wänden aufliegt, die hier befindlichen Plasmahäute drücken.

Eine geotropische Reizung wird also auch unter solchen Umständen stattfinden können. Die leichte Beweglichkeit der Stärke, die eine baldige Ansammlung sämtlicher Stärkekörner auf den unteren Zellwänden zur Folge hat, ist aber aus verschiedenen Gründen von Vorteil und kennzeichnet eine höhere Ausbildungsstufe des ganzen Sinnesorgans.

Durch die Beweglichkeit der Statolithenstärke wird zunächst erzielt, daß alle in der Zelle vorhandenen Stärkekörner zur Reizung herangezogen werden können, so daß die Intensität der Gesamterregung eine möglichst große wird. Die Beweglichkeit der Statolithenstärke entspricht also dem Prinzipe, mit möglichst geringem Materialaufwand den größtmöglichen Effekt zu erzielen. — Ein anderer Vorteil der Beweglichkeit liegt darin, daß in der geotropischen Gleichgewichtslage die Plasmahäute jener Wandungsteile, die parallel zur Richtung der Schwerkraft orientiert sind, von Stärkekörnern entblößt und so vor überflüssigen Reizungen bei den häufigen Erschütterungen, die die Organe erleiden, bewahrt bleiben. — Ein wichtiger Vorteil der leichten Beweglichkeit der Statolithenstärkekörner liegt endlich auch darin, daß dadurch ihre Unabhängigkeit von der Lage des Zellkernes gewahrt wird. Leukoplasten und Chloroplasten mit Stärkeeinschlüssen sind sonst sehr häufig um den Zellkern herum angehäuft und können infolge der Zähflüssigkeit des Protoplasmas dem Zug der Schwerkraft nicht mehr folgen; bei gewissen Lagerungen der Zellkerne könnten demnach die Stärkekörner auch nicht mehr als Statolithen fungieren.

Nur im allgemeinen ist hier schließlich noch zu betonen, daß die Statolithentheorie mit allen bisher experimentell festgestellten Tatsachen des Geotropismus gut übereinstimmt, zum mindesten mit keiner von ihnen in Widerspruch gerät. In dieser Hinsicht soll nur auf einen Punkt, nämlich auf den Umstand aufmerksam gemacht werden, daß die optimale geotropische Reizlage parallelotroper Organe die Horizontallage ist[25]); schon Sachs hat dies angenommen und die Untersuchungen Fr. Darwins und Batesons, insbesondere aber jene von Fitting haben diese Annahme definitiv bestätigt. Nach der Statolithentheorie war dies vorauszusehen. Denn in der Horizontallage, und nur in dieser, drücken sämtliche Stärkekörner nach Ablauf der Wanderzeit auf die Plasmahäute der nunmehr unteren Zellwände. Beträgt die Ablenkung von der Gleichgewichtslage mehr oder weniger als 90°, wird also das Organ schräg orientiert, so ist es immer nur ein kleinerer oder größerer Bruchteil des gesamten Statolithenapparates, der auf die entsprechende Längswand der Statocyste drückt, und zwar nicht in gleichmäßiger Verteilung, sondern nur in einer bestimmten Zone. Der andere Teil drückt auf die obere, bzw. untere Querwand und kommt als Reizvermittler nicht in Betracht. Die stärkste Reizung erfolgt demnach nur in der Horizontallage.

Nach diesen allgemeinen Auseinandersetzungen soll nun zunächst der anatomische Bau der Statolithenorgane in Wurzeln, Stengeln und anderen geotropischen Organen besprochen und dann das experimentelle Beweismaterial erörtert werden.

B. Die Statolithenorgane der Wurzeln.

Bei den positiv geotropischen Wurzeln stellt sich nach erfolgter Reizung die Reaktion, die Reizkrümmung, in der hinter der Wurzelspitze gelegenen Wachstumszone ein, die Reizperzeption dagegen findet hauptsächlich (wenn auch nicht ausschließlich) in der Wurzelspitze statt[26]). Bei den daraufhin untersuchten Wurzeln ist allerdings auch die Wachstumszone, jedoch in weit geringerem Grade geotropisch empfindlich. Man begreift, daß bei der Wachstumsweise dieser Organe die von Ch. Darwin entdeckte hochgradige geotropische Sensibilität der Wurzelspitze von Vorteil ist: sie sichert die möglichst baldige Wiedererreichung der geotropischen Gleichgewichtslage, wenn die im Erdreich

Fig. 251. Medianer Längsschnitt durch die Haube einer Adventivwurzel von Roripa amphibia; in der Columella liegen die Stärkekörner den physikalisch unteren Zellwänden an. (Nach Němec.)

vordringende Wurzelspitze durch ein festes Bodenteilchen von ihrer normalen Wachstumsrichtung abgelenkt wurde.

Nach der wohlbegründeten Auffassung von Němec ist der mit leichtbeweglichen Stärkekörnern ausgestattete axile Teil der Wurzelhaube (die sog. Columella) das eigentliche geotropische Sinnesorgan der Wurzelspitze (Fig. 251). Es hat ungefähr die Gestalt eines abgestumpften Kegels und besteht aus mehreren symmetrisch um die Wurzelachse gelegenen, parallel verlaufenden oder nur schwach divergierenden Zellreihen. Die einzelnen Zellen sind häufig etwas längsgestreckt und enthalten mit Ausnahme der jüngsten noch meristematischen Zellen die als Statolithen fungierenden Stärkekörner. Bei vielen Pflanzen grenzt sich die Columella sehr deutlich vom übrigen Haubengewebe ab (so z. B. bei

verschiedenen Coniferen und Cruciferen, in den Luftwurzeln von Monstera deliciosa u. a.); in anderen Fällen ist die Grenze nicht so scharf, auch die seitlich angrenzenden Haubenzellen enthalten noch bewegliche Stärkekörner. Die äußersten, ältesten Zellen der Columella sind entweder stärkefrei, oder ihre Stärkekörner folgen nicht mehr dem Zuge der Schwere und sind unregelmäßig an den Zellwänden verteilt. Daß diese alternden Zellen ihre Perzeptionsfähigkeit verloren haben, ist sehr wahrscheinlich.

Die Zahl der Zellen, die das Statolithenorgan der Wurzeln aufbauen, ist je nach der Art der Pflanzen und dem Charakter der Wurzel — ob Haupt- oder Nebenwurzel — sehr verschieden. Für die Luftwurzeln von Monstera deliciosa berechnete Němec die Zahl der Sinneszellen, der Statocysten, auf 1800 bis 1900; gewöhnlich ist diese Zahl viel kleiner; in den Adventivwurzeln von Roripa amphibia beträgt sie etwa 216, in den Seitenwurzeln ersten Grades nur etwa 96.

Die als Statolithen fungierenden Stärkekörner sind meist von rundlicher Gestalt und besitzen einen Durchmesser von 2—7 μ. Gewöhnlich sind sie zusammengesetzt, doch ist die Anzahl der Teilkörner keine große. Sie entstehen im Inneren von Leukoplasten, deren Stroma die ausgewachsenen Körner als sehr dünner Überzug einhüllt. — Die Stärkekörner jeder Zelle sind hinreichend zahlreich, um die unteren Zellwände in 1—3facher Lage vollständig zu bedecken; bei Roripa amphibia z. B. treten in jeder Statocyste der Wurzelhaube ungefähr 26 Stärkekörner auf, die zwei vollständige Lagen bilden.

Das Protoplasma der Statocysten ist meist hell, körnchenarm und relativ dünnflüssig, um die leichte Beweglichkeit der Stärkekörner zu sichern. Der ziemlich große Zellkern ist entweder unregelmäßig gelagert, oder er wird von der Schwerkraft gleichfalls beeinflußt und liegt dann gewöhnlich im oberen, seltener im unteren Teile der Zelle. Ersteres ist z. B. bei Ceratopteris thalictroides, Hyacinthus orientalis, Allium Cepa, Canna indica, Salix viminalis, Phaseolus multiflorus, Cucurbita Pepo, Helianthus annuus u. a. der Fall; letzteres bei Equisetum arvense, Vicia faba. — Während das Protoplasma der Statocysten in Wurzeln, die sich in der geotropischen Gleichgewichtslage befinden, ringsum gleichmäßig an den Zellwänden verteilt ist, nimmt es, wie Němec gezeigt hat, in den aus ihrer Gleichgewichtslage gebrachten Wurzeln, bzw. Statocysten eine andere Lagerung ein. Der Plasmabeleg der in der Gleichgewichtslage unteren Zellwände, der früher die Stärkekörner enthielt, wird auffallend dicker und dichter und färbt sich mit Hämatoxylin sehr intensiv. Diese Umlagerung des Protoplasmas ist deshalb interessant, weil sie die erste, in den Sinneszellen selbst sich abspielende, direkt wahrnehmbare Reaktion nach erfolgter geotropischer Reizung darstellt; doch ist es nicht wahrscheinlich, daß sie in der Reizkette, die zur geotropischen Krümmung führt, eine Rolle spielt.

Nach meinen Untersuchungen ist bei Vicia faba, Lupinus albus und Phaseolus multiflorus außer der Spitze auch die Wachstumszone der Keimwurzel, wenn auch in geringerem Grade geotropisch empfindlich. Wahrscheinlich ist dies auch bei den Wurzeln vieler anderer Pflanzen der Fall. Bei den genannten Arten entspricht der größeren geotropischen Empfindlichkeit der Wurzelspitze der vollkommenere Statolithenapparat der Haube. Die geringere Empfindlichkeit der Wachstumszone hat im Periblem der Wurzel ihren Sitz, das zahlreiche

Stärkekörner enthält. In der Zone schnellsten Wachstums sind sie bei Vicia faba umlagerungsfähig, sonst sind sie unregelmäßig gelagert.

Bei den meisten Pflanzen liegt das eigentliche Statolithenorgan der Wurzeln in der Haube. Doch gibt es auch Ausnahmen von dieser Regel. Bei Selaginella Martensii ist die Haube stärkefrei, dagegen treten bewegliche Stärkekörner 0,13—1,16 mm hinter dem Vegetationspunkt in den innersten Periblemzellagen auf; die betreffende Wurzelzone ist 0,27—0,34 mm lang. Ebenso lassen sich in der Wurzelhaube von Trianea bogotensis keine Stärkekörner und überhaupt keine spezifisch schwereren Körperchen beobachten. Dafür sind auch hier die Zellen der inneren Periblemschicht im Bereiche der reagierenden, krümmungsfähigen Zone mit beweglichen Stärkekörnern ausgestattet. In Übereinstimmung damit fand Němec, daß Wurzeln mit abgeschnittener Spitze, sofort nach der Operation geotropisch gereizt, schon nach drei Stunden die geotropische Krümmung zeigten. —

Die Nebenwurzeln zweiter und dritter Ordnung sind, wie schon Sachs beobachtet hat, entweder gar nicht, oder in geringerem Grade geotropisch. Dementsprechend fand ich bei diesen Wurzeln eine mehr oder minder auffällige Rückbildung des Statolithenorgans. Sie äußert sich darin, daß bewegliche Stärkekörner in der Wurzelhaube überhaupt fehlen, oder wenigstens darin, daß die Anzahl der Haubenzellen mit beweglichen Stärkekörnern auch relativ eine sehr geringe ist, und daß diese Stärkekörner meist auffallend klein sind. Auch die Wurzelhauben der nicht geotropischen Haftwurzeln verschiedener Kletterpflanzen (Hedera helix, Marcgravia dubia, Hoya carnosa) enthalten in Übereinstimmung mit der Statolithentheorie des Geotropismus entweder gar keine oder höchstens nicht bewegliche Stärkekörner. Die Haftwurzeln der Aroideen sind nur in geringem Maße oder gar nicht geotropisch und besitzen demnach, wie Tischler und Gaulhofer[27]) gezeigt haben, in der Regel einen mehr oder minder rückgebildeten Statolithenapparat, wobei sich die Rückbildung wieder in einer relativ geringen Anzahl von Statocysten, in einer geringeren Größe der Stärkekörner und ihrer verminderten, eventuell vollkommen aufgehobenen Umlagerungsfähigkeit äußert.

Besonders eingehende Untersuchungen über den Parallelismus, der zwischen dem Ausmaß der geotropischen Sensibilität der Wurzeln und der Ausbildung ihres Statolithenapparates herrscht, sind von G. Tischler angestellt worden[28]). Er hat zunächst gefunden, daß dauernd ageotropische Erdwurzeln (Arum maculatum, Salix-Arten, Epimedium alpinum, Carex arenaria u. a.) in ihrer Haube gar keine oder unregelmäßig verteilte Stärkekörner aufweisen. Bei solchen Erdwurzeln, die anfänglich ageotrop, später aber positiv geotropisch sind (Leontice Leontopetalum und Alberti, Festuca ovina, Poa) sind in der Haube anfänglich keine oder unregelmäßig verteilte Stärkekörner vorhanden, später aber tritt bewegliche Statolithenstärke auf. Die ageotropen Wurzeln einiger Parasiten und Saprophyten (Cuscuta, Orobanche, Pirola) besitzen in ihrer Haube gleichfalls keine oder nur unregelmäßig gelagerte Stärkekörner. Ganz analoge Verhältnisse hat Tischler bei Wasserwurzeln (Eichhornia, Pistia, Pontederia u. a.) gefunden. Die negativ geotropischen Atemwurzeln (Jussieua, Phönix canariensis) besitzen hinwieder typische Statolithenstärke. In den Luftwurzeln der epiphytischen Orchideen, die in den meisten Fällen sicher nicht mehr geo-

tropisch sind, fehlt die Statolithenstärke. Die als »Nährwurzeln« fungierenden Luftwurzeln der Aroideen sind positiv geotropisch und enthalten typische Statolithenstärke. Das Verhalten der Haftwurzeln bei dieser Familie ist schon oben besprochen worden.

C. Die Statolithenorgane der Stengel und Blätter.

Als das typische Statolithenorgan der negativ geotropischen Stengel — Laub- und Infloreszenzachsen, Blütenstiele, Gelenkknoten — wurde von mir die sogenannte »Stärkescheide« erkannt[29]), die früher von Sachs als Leitungsbahn für Kohlehydrate, von Heine als Speichergewebe für die angrenzenden, in Entwickelung begriffenen Bastbündel und Bastringe betrachtet wurde.

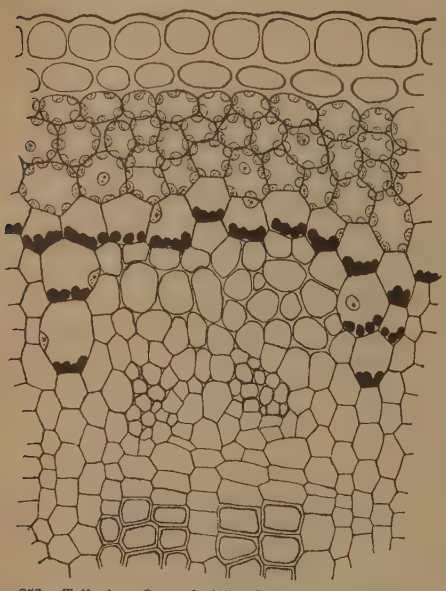


Fig. 252. Teil eines Querschnittes durch einen horizontal gelegten, geotropisch krümmungsfähigen Stengelteil von Linum perenne. Unter dem Rindenparenchym die Stärkescheide; die mit Jod blau gefärbten Stärkekörner liegen den physikalisch unteren Zellwänden an. Die an die Stärkescheide angrenzenden Zellen der Rindenmarkstrahlen enthalten gleichfalls bewegliche Stärkekörner.

Die einschichtige typische Stärkescheide entspricht in entwickelungsgeschichtlich-morphologischer Hinsicht der innersten Zellage der primären Rinde. Sie grenzt also außen an das Rindenparenchym, innen an den Zentralzylinder, bzw. den Gefäßbündelkreis, oder an das ihm vorgelagerte Bastgewebe (Fig. 252). Bei manchen Pflanzen ist jedes einzelne Gefäßbündel von einer Stärkescheide umgeben.

An den Typus der einheitlichen kontinuierlichen Stärkescheide schließt sich jene Reihe von Fällen an, in denen die mit beweglichen Stärkekörnern ausgerüstete Stärkescheide von stärkelosen Zellen und Zellreihen durchbrochen ist. Besonders weit ist die Auflösung der einheitlichen Stärkescheide bei Urtica dioica vorgeschritten, wo den Blattspursträngen an Stelle der Stärkescheide bloß vereinzelte Stärkezellen, bzw. Längsreihen solcher, vorgelagert sind. Nicht selten wird auch die Stärkescheide durch sichelförmige Stärkezellgruppen vertreten, die sich an die Leptom- oder Hadromseite der Gefäßbündel anlegen. Solche »Stärkesicheln« kommen z. B. in den Blattknoten der Gräser vor, wo sie an die Hadromteile grenzen; im Blütenschaft von Arum ternatum sind sie den Leptomteilen vorgelagert (Fig. 253). Zuweilen treten die Stärkezellgruppen, welche die Stärkescheide vertreten, beiderseits an den Flanken der Gefäßbündel auf; so z. B. bei Ranunculus acer, wo auf dem Querschnitte 2—3 Stärkezellen, häufig auch nur eine, an beiden Seiten

des Bündels vorhanden sind (Fig. 254). Bei Chelidonium majus besitzt jedes Gefäßbündel eine geschlossene Stärkescheide; allein nur an den Flanken sind die Stärkekörner groß und leicht beweglich. Endlich kommt es auch vor, daß die Stärkescheide durch die primären Markstrahlen vertreten wird, deren Zellen große und leicht bewegliche Stärkekörner enthalten (Thalictrum

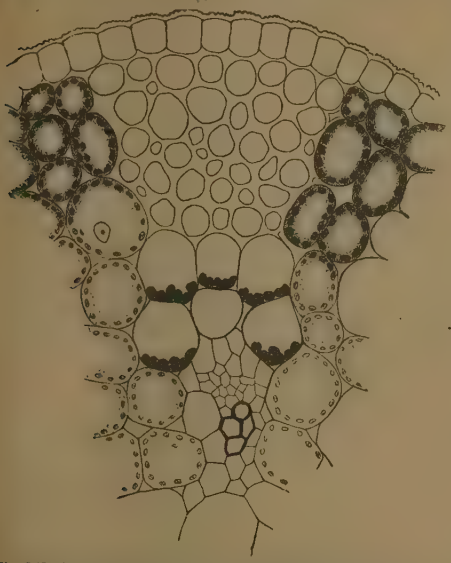


Fig. 253. Stärkesichel zwischen Kollenchymstrang und Gefäßbündel aus dem Blütenschafte von Arum ternatum.

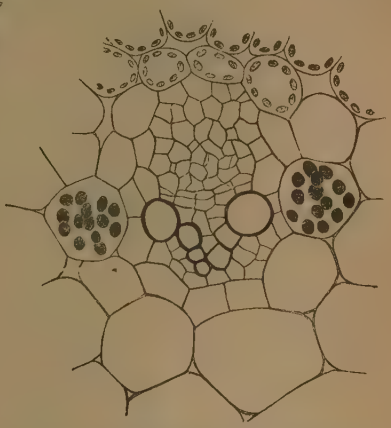


Fig. 254. Querschnitt durch ein Gefäßbündel des Stengels von Ranunculus acer; an den Flanken die stärkeführenden Statocysten.

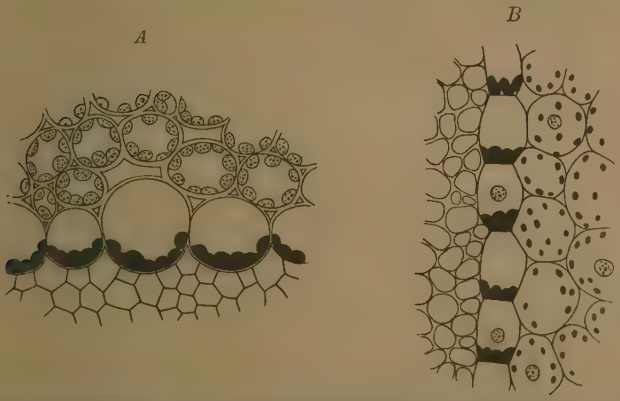


Fig. 255. *A* Teil der Stärkescheide eines horizontal gelegten Stengels von Vinca minor. *B* Stärkescheide im Epikotyl von Phaseolus multiflorus, Querschnittsansicht eines Flankenteiles des horizontal gelegten Stengels.

flavum). — Auf Grund der bisherigen Untersuchungen kann also der allgemeine Satz ausgesprochen werden, daß in allen geotropisch krümmungsfähigen Stengelorganen typische Stärkescheiden oder diese vertretende, meist scharf differenzierte Zellgruppen mit leicht beweglichen Stärkekörnern vorhanden sind.

Die Form der Sinneszellen, der Statocysten, welche die Stärkescheide und die sie vertretenden Zellgruppen aufbauen, ist eine parenchymatische. Sie sind verhältnismäßig nur wenig in der Längsrichtung des Organs gestreckt, meist $1^1/_2$—2 mal so lang als breit. Dadurch wird der Vorteil erreicht, daß, wenn das Organ aus seiner Gleichgewichtslage herausgebracht wird, rasch eine größere Anzahl von Stärkekörnern auf die Längswände hinübergleitet, ohne daß bei aufrechter Stellung, in der Ruhelage, die Stärkekörner über den Querwänden zu hohe Schichten zu bilden brauchen. Bei Fumaria officinalis treten in den Längsreihen der stärkeführenden Sinneszellen alternierend Lang- und Kurzzellen auf. Die ersteren sind $1^1/_2$—2mal so lang als breit, die letzteren $1^1/_2$—3 mal so breit als lang, also von scheibenförmiger Gestalt. — Auf dem Querschnitt sind die Zellen der Stärkescheide gewöhnlich 4—6seitig, tangential gestreckt, seltener abgerundet (Vinca minor Fig. 255 *A*).

Fig. 256. Teil eines radialen Längsschnittes durch einen schief gestellten Stengelknoten von Tradescantia virginica. Der Pfeil gibt die Schwerkraftrichtung an.

Die als Statolithen fungierenden Stärkekörner sind entweder einfach, kugelförmig, noch häufiger aber zusammengesetzt, aus zwei und mehr Teilkörnern bestehend. Sie sind in der Regel ansehnlich größer als die Stärkekörner des Markes und der Rinde. Gewöhnlich treten sie in blassen Chloroplasten auf, zuweilen auch in Leukoplasten, deren Stroma sie als dünner Überzug umgibt. Die Zahl der Stärkekörner in jeder Sinneszelle ist ähnlichen Schwankungen unterworfen, wie in der Wurzelhaube; sie bedecken bei aufrechter Stellung des Stengels in einfacher, häufig auch 2—3facher Lage die untere Querwand. Auffallend wenige Statolithenstärkekörner kommen nach Schwaighofer[30]) in den Hypokotylen verschiedener Kompositen vor. Bei Madia sativa enthält eine Statocyste am häufigsten nur 5 Stärkekörner. In 5,6% der Fälle war in der Statocyste sogar nur ein einziges Stärkekorn vorhanden, das sehr exakt dem Zug der Schwere folgte. Solche Fälle lehren besonders deutlich, daß die Hauptbedeutung der in Rede stehenden Stärkekörner nicht in ihrem Charakter als Reservestoff liegen kann.

Die Beweglichkeit der Statolithenstärke ist auch in den Stengelorganen meist eine sehr große, so daß schon eine Abweichung von der Vertikalstellung des Organs um 10—11° eine deutliche Verschiebung der Stärkekörner zur Folge hat (Fig. 256). Eine besondere Eigentümlichkeit der Statolithenstärke wachsender

Stengel besteht darin, daß sie in hungernden Pflanzen, wie Ußlepp u. a. festgestellt haben, sehr spät aufgelöst wird. Die Hartnäckigkeit, mit der die Pflanze gerade die Statolithenstärke festhält, ist biologisch leicht verständlich. In der freien Natur wird ein Hungern der Pflanze vor allem durch anhaltende Verdunkelung im Erdreich, wie bei etiolierenden Keimlingen, herbeigeführt werden. Da ist es nun von größter Wichtigkeit, daß die geotropische Perzeptions- und Krümmungsfähigkeit möglichst lange erhalten bleibt, da diese, wenn heliotropische Krümmungen ausgeschlossen sind, das einzige Mittel darstellt, das die Stengel befähigt, ans Tageslicht zu gelangen. Ob die Schwerlöslichkeit der Statolithenstärke auf größerer Widerstandsfähigkeit gegenüber Diastase, oder auf dem Fehlen dieses Enzyms in den Statocysten beruht, bleibt näher zu untersuchen.

Das Protoplasma der Statocysten besitzt dieselben Eigenschaften wie in den Sinneszellen der Wurzelhaube. Es ist körnchenarm, anscheinend dünnflüssig und bildet einen ringsum gleichmäßig dünnen Wandbeleg. Zuweilen durchziehen Plasmastränge den Zellsaftraum. Die Zellkerne sind unregelmäßig gelagert oder den oberen Querwänden angeschmiegt. Die Zellmembranen zeigen den Charakter gewöhnlicher Parenchymzellwände.

Die Stärkescheide tritt in typischer Ausbildung, das heißt mit normalem Stärkegehalt, nur in den im Längenwachstum begriffenen, geotropisch reizbaren und krümmungsfähigen Stengelteilen auf. In vollständig ausgewachsenen, geotropisch nicht mehr krümmungsfähigen Stengelzonen ist sie in der Regel entleert, die Stärke ist aufgelöst und als Baustoff beim Wachstum der Nachbargewebe verwendet worden; doch kann hierin nur eine sekundäre Nebenfunktion der Stärkescheide erblickt werden. Der Auflösung der Stärkekörner geht häufig eine ungleichmäßige Verteilung in den alternden, funktionslos werdenden Sinneszellen voraus. Ebenso liegt nur eine gelegentliche Nebenfunktion der Stärkescheide vor, wenn, wie Ußlepp gezeigt hat, die Statolithenstärke in der Nähe von Wundstellen aufgelöst und als Baumaterial bei der Wundkorkbildung verwendet wird.

In den geotropischer Krümmungen fähigen Gelenkknoten der untersuchten Rubiaceen, Caryophyllaceen, Polygonaceen, Geraniaceen und Commelynaceen habe ich stets typische Stärkescheiden gefunden. Němec hat sie auch in den Gelenkpolstern der Blättchen verschiedener Leguminosen beobachtet (Phaseolus, Lupinus u. a.), deren nyktitropische Bewegungen nach Alfred Fischer nicht nur von Helligkeitsschwankungen, sondern auch vom Schwerkraftreiz abhängen. Auf die »Stärkesicheln« in den geotropisch so kräftig reagierenden Blattknoten der Gräser ist schon oben hingewiesen worden. Bei manchen Gräsern (z. B. bei Melica nutans) ist außerdem unter der inneren Epidermis des Knotens auch eine wohlausgeprägte, ein- bis mehrschichtige Stärkescheide vorhanden.

Entsprechend dem von Fr. Darwin und v. Guttenberg geführten experimentellen Beweise, daß bei den Keimpflanzen gewisser Gräser, speziell der Paniceen, die geotropische Empfindlichkeit auf die Spitze der sog. Keimblattscheide beschränkt ist, fand Němec im Grundparenchym des Spitzenteiles dieses Organs reichlich Stärkekörner vor, die sehr exakt dem Zug der Schwere folgen.

Nach meinen Beobachtungen, die später von Schröder, Němec, Samuels

und Bannert[31]) ergänzt und erweitert wurden, weisen auch geotropisch krümmungsfähige Blütenorgane — Perigon-, Kelch-, Blumen-, Staubblätter und Griffel — stets einseitig gelagerte Statolithenstärke auf. Sie ist zumeist in Stärkescheiden enthalten, die die Gefäßbündel umgeben (Hemerocallis fulva, Funkia subcordata, Amaryllis robusta, Dictamnus fraxinella, Azalea pontica, Epilobium angustifolium u. a.) —

Bei den höher entwickelten Pflanzen herrscht also zwischen dem örtlichen und zeitlichen Auftreten der Statolithenstärke und den geotropischen Erscheinungen der verschiedenen Pflanzenorgane ein auffallender Parallelismus. Würde es sich nur um wenige Fälle dieser Art handeln, so könnte jener Parallelismus auf Zufall beruhen. Nun sind aber im Laufe der Jahre schon so viele Beispiele beschrieben worden, die alle zugunsten der Statolithentheorie sprechen, daß vom vergleichend anatomischen Standpunkte aus an ihrer Richtigkeit nicht gezweifelt zu werden braucht.

Bei den niederen Pflanzen, insbesondere den Thallophyten, sind die Statolithen großenteils noch unbekannt. In den geotropischen Stämmchen und Kapselstielen verschiedener Laub- und Lebermoose, sowie in den Endzellen mancher Laubmoosrhizoiden sind von Němec[32]) Stärkekörner als Statolithen nachgewiesen worden. In den positiv geotropischen Wurzelhaaren verschiedener Charaarten (Ch. fragilis, foetida, aspera) folgen, wie Giesenhagen[33]) gezeigt hat, die in der Haarspitze befindlichen, winzig kleinen »Glanzkörperchen« von noch unbekannter chemischer Beschaffenheit dem Zuge der Schwerkraft. Die von einer sensiblen Plasmahülle umgebene Gruppe der Glanzkörperchen scheint sonach das Statolithenorgan des Wurzelhaares vorzustellen. Vielleicht dienen auch die mit kleinen Kriställchen versehenen Endvakuolen gewisser Desmidiaceen, die geotaktische Bewegungen ausführen, als solche Perzeptionsorgane. — Bei der Siphonee Caulerpa prolifera treten an den »Blättern« nach längerer Verdunkelung stiftchenartige Sprosse auf, die stark negativ geotropisch sind[34]). Im plasmatischen Wandbelege dieser Ästchen kommen rundliche, unbewegliche Stärkekörner vor, und zwar gerade in jener Region, in der die geotropische Krümmung erfolgt. Diese Stärkekörner können sehr wohl als Statolithen fungieren. — Bei den Pilzen, denen Stärke bekanntlich fehlt, müssen andere spezifisch schwerere oder auch leichtere Körperchen die Rolle der Statolithen übernehmen. Untersuchungen hierüber liegen noch nicht vor. Übrigens ist nicht ausgeschlossen, daß bei den Pilzen und vielleicht auch bei manchen Algen die Geoperzeption überhaupt nicht nach demselben Schema erfolgt, wie bei den höheren Pflanzen.

D. Experimentelle Beobachtungen über den Zusammenhang von Statolithenstärke und Geoperzeption.

Die Richtigkeit der Statolithentheorie des Geotropismus ist nach verschiedenen Richtungen hin experimentell geprüft worden. Dabei wurde bisher keine einzige experimentelle Tatsache aufgefunden, die mit der Statolithentheorie unvereinbar wäre. Andererseits liegt eine ganze Reihe von Versuchsergebnissen vor, die mehr oder minder beweiskräftig zugunsten dieser Theorie sprechen.

1. Zunächst wurden von mir und Němec verschiedenartige Resektionsversuche angestellt. Nach operativer Entfernung des Statolithenorganes wurde ermittelt, ob die betreffende Wurzel oder der operierte Stengel noch geotropisch empfindlich sind oder nicht. So hat Němec gefunden, daß nach Abtrennung der Wurzelhaube durch einen Querschnitt die Wurzel längere Zeit hindurch unfähig ist, sich geotropisch zu krümmen. Sie vermag dies erst, wenn in dem inzwischen ausgebildeten Callus bewegliche Stärke auftritt. Daß es nicht der Wundschock ist, der das Perzeptions- oder Reaktionsvermögen der Wurzel so lange aufhebt, geht daraus hervor, daß durch quere Einschnitte in die Wurzelspitze, die eine ebenso große Wundfläche schaffen, wie die Abtrennung der Wurzelhaube, die geotropische Krümmung in viel geringerem Maße verzögert wird; Němec hat diese Versuche in verschiedener Weise variiert und ist dabei stets zu dem Ergebnis gelangt, daß die geotropische Reaktionsfähigkeit der Wurzeln an das Vorhandensein, bzw. Wiederauftreten von Statolithenstärke geknüpft ist. — Resektionsversuche mit Stengeln sind von mir ausgeführt worden. Bei den Commelynaceen sind bloß die Basen der einzelnen Stengelinternodien, die mehr oder minder deutlich als »Gelenkknoten« ausgebildet sind, geotropisch empfindlich und krümmungsfähig. Wenn man nun von den Knoten von Tradescantia virginica die subepidermalen Kollenchymplatten samt dem größten Teil des Rindenparenchyms abzieht, so daß nur 1—2 Parenchymzellagen außer der Stärkescheide erhalten bleiben, so zeigen solche Knoten eine fast ebenso energische geotropische Krümmung, wie intakte. Wenn man auch noch den Rest des Rindenparenchyms und die Stärkescheide ringsum abschabt, so unterbleibt die geotropische Aufwärtskrümmung vollständig. Eine allerdings schwache Krümmung tritt nur dann ein, wenn außer der Stärkescheide auch im Mark bewegliche Stärkekörner auftreten.

Die Beweiskraft derartiger Resektionsversuche ist allerdings keine große. Denn durch die Verwundung findet jedenfalls eine Beeinflussung der ganzen Reizkette statt, die das Versuchsresultat trübt. Solche Versuche sind aber deshalb nicht überflüssig, weil sie lehren, daß ihre Ergebnisse nicht gegen die Statolithentheorie sprechen.

2. Weniger gewaltsam sind jene Versuche, bei denen nicht das ganze Statolithenorgan entfernt, sondern durch geeignete Eingriffe nur die Statolithenstärke zum Verschwinden gebracht wird. So hat Němec Keimwurzeln von Vicia faba mit einem Gipsverband versehen, der ihr Wachstum vollständig hemmte und die Auflösung der in der Wurzelhaube vorhandenen Stärkekörner zur Folge hatte. Nach achttägigem Verweilen im Gipsverbande waren die Stärkekörner vollständig verschwunden. Vom Gipsverbande befreit, waren die Wurzeln nunmehr trotz des stattfindenden Wachstums nicht imstande, sich geotropisch zu krümmen. Sie vermochten dies erst nach dem Wiederauftreten beweglicher Stärkekörner. Gegen die Beweiskraft dieses Versuches ist mit Recht eingewendet worden, daß durch das lange Verweilen im Gipsverband voraussichtlich nicht bloß die Stärkekörner zum Verschwinden gebracht, sondern auch die Perzeptionsfähigkeit des sensiblen Plasmas zeitweilig aufgehoben wurde. Dagegen ist die nachstehende Beobachtung um so bemerkenswerter: Zwiebeln von Allium Cepa wurden mehrere Jahre lang trocken aufbewahrt und dann keimen gelassen; die kräftig wachsenden Wurzeln reagierten in den ersten Tagen zwar hydro-

tropisch, aber nicht geotropisch; ihre Hauben waren stärkefrei. Nach einigen Tagen zeigten mehrere Wurzeln geotropische Krümmungen, ihre Hauben enthielten jetzt Stärkekörner. Andere Wurzeln reagierten noch immer nicht geotropisch, ihre Hauben besaßen dementsprechend auch keine beweglichen Stärkekörner. Dieser Versuch wurde mit gleichem Ergebnis in verschiedenen Jahren angestellt. Mit Recht hebt Němec hervor, daß bei solchen Versuchsresultaten der Zusammenhang zwischen dem Vorhandensein beweglicher Stärke und der Fähigkeit zur geotropischen Perzeption kein zufälliger sein kann.

Hieran schließt sich eine Reihe von Versuchen, die ich mit Stengeln ausführte, deren Stärkescheiden (gleich allen übrigen Geweben) durch anhaltend niedere Temperaturen vollständig entstärkt worden waren. Es handelte sich hierbei um Freilandpflanzen, die in dem milden, schneefreien Winter 1901/1902 als sehr geeignete Versuchsobjekte dienten: Linum perenne und usitatissimum, Capsella bursa pastoris und Ruta graveolens. Die mit den beiden Linumarten angestellten Versuche lieferten das Ergebnis, daß die vollständig stärkefreien Sprosse bei einer Temperatur von 17—20° C nach 2—2½stündiger Horizontallage am Klinostaten rotierend, nicht die geringste geotropische Krümmung erkennen ließen. Waren dann nach eintägigem Verweilen der Sprosse im warmen Laboratorium die Stärkekörner der Stärkescheide wieder regeneriert, so traten nach 2—2½stündiger Horizontallage am Klinostaten schon nach einigen Stunden die schönsten geotropischen Krümmungen auf. Dem naheliegenden Einwande, daß durch die anhaltend niedere Temperatur möglicherweise die Sensibilität der Plasmahäute, die Krümmungsfähigkeit oder sonst irgendein Glied der Reizkette gestört wurde, konnte mit dem Hinweise darauf begegnet werden, daß Sprosse, deren Stärkescheiden durch den Aufenthalt im Laboratorium in den Wiederbesitz beweglicher Stärkekörner gelangt waren, nach 17stündiger Abkühlung auf 2,5—5° C ihre sofortige geotropische Empfindlichkeit und Krümmungsfähigkeit an den Tag legten. Bei Capsella bursa pastoris waren einzelne jüngere Inflorenszenzachsen auch durch die anhaltend niedere Temperatur nicht vollständig entstärkt worden, oder die Regeneration der Stärke ging auffallend rasch vor sich; solche Sprosse zeigten bei höherer Temperatur schon nach einigen Stunden geotropische Krümmungen, während stärkelose Sprosse gerade blieben. Bei Ruta graveolens gelangte die Stärkescheide erst sehr spät, nach 5 Tagen, in den Wiederbesitz beweglicher Stärkekörner; erst jetzt stellten sich geotropische Krümmungen ein. Wenn also negativ geotropische Stengelorgane mit stärkefreier Stärkescheide nicht imstande sind, geotropische Krümmungen auszuführen, so kann dies nur darauf beruhen, daß die als Statolithen fungierenden Stärkekörner fehlen, infolgedessen die sensiblen Plasmahäute der Statocysten nicht gereizt werden können.

Von Beobachtungen Fluris ausgehend hat Pekelharing[35]) die Keimwurzeln von Lepidium sativum durch Kultur in einer sehr schwach konzentrierten Kalialaunlösung zu entstärken gesucht. Sie glaubte gefunden zu haben, daß Wurzeln, deren Statolithenstärke angeblich vollständig aufgelöst war, trotzdem in vielen Fällen geotropische Krümmungen zeigten. Wäre dies richtig, so hätte die Statolithentheorie einen schweren Stoß erlitten. Eine genaue Nachuntersuchung, die Block ausgeführt hat, ergab aber ein wesentlich anderes Ergebnis. Bei allen untersuchten, wirklich stärkefreien Wurzeln trat niemals

eine geotropische Krümmung ein, und zwar auch dann nicht, wenn sie noch wachstumsfähig waren. Pekelharing hat wahrscheinlich traumatische Krümmungen, die bei Kultur in Kalialaunlösungen häufig eintreten, für geotropische gehalten. Übrigens kann aus dem Fehlen von Statolithenstärke in geotropisch bereits gekrümmten Stengeln und Wurzeln niemals gefolgert werden, daß die Stärke schon zur Zeit der Perzeption verschwunden war. Schon oben wurde erwähnt, daß in den Stengelteilen etiolierender Keimpflanzen die Statolithenstärke ungemein schwer löslich ist. Ist die Stärkescheide schließlich doch entstärkt, so ist auch das Längenwachstum erloschen, und eine geotropische Krümmung kann schon aus diesem Grunde nicht mehr eintreten. Wie Clara Zollikofer[36]) vor kurzem gezeigt hat, geht aber die Entstärkung der Hypokotyle von Tagetes erecta und anderen Compositen, sehr rasch vor sich, wenn sie vorher eine Zeitlang belichtet werden. Solche Keimlinge mit entleerter Stärkescheide sind nun, obwohl sie noch Längenwachstum zeigen, nicht mehr geotropisch krümmungsfähig. Heliotropische Krümmungen werden aber von ihnen noch immer ausgeführt. Wird in solchen entstärkten Hypokotylen die Statolithenstärke regeneriert — sei es durch Assimilation im Licht, oder durch Kultur in Traubenzuckerlösung — so kehrt auch die geotropische Krümmungsfähigkeit wieder zurück.

3. Ein wichtiges Argument zugunsten der Statolithentheorie sind die Ergebnisse der von mir und Fr. Darwin ausgeführten Schüttelversuche[37]). Wenn es tatsächlich der Druck der in die Plasmahäute einsinkenden Stärkekörner ist, der als Reiz empfunden wird, so muß die Intensität des Reizes zunehmen, wenn die Deformation des Plasmas durch rasch wiederholte Vertikalstöße von unten her, beschleunigt wird. Bei meinen Versuchen wurden horizontal gelegte Blütenstiele, Infloreszenzachsen und Keimwurzeln durch einen entsprechend gebauten Schüttelapparat rasch gestoßen oder geschüttelt. Die Stoßhöhe betrug meist nur Bruchteile eines Millimeters, die Anzahl der Stöße 5—15 in der Sekunde. Die Steigerung der Reizintensität äußerte sich in einer mehr oder minder ansehnlichen Abkürzung der Präsentations- und der Reaktionszeit. Fr. Darwin benutzte als Schüttelapparat eine auf elektrischem Wege in Schwingungen versetzte Stimmgabel. Er konstatierte gleichfalls eine sehr ansehnliche Beschleunigung der geotropischen Krümmung. — Der von Linsbauer erhobene Einwand, daß durch das Schütteln die Reizbarkeit des Protoplasmas erhöht werden könnte, hat sich als hinfällig erwiesen. Wenn man nämlich das positiv oder negativ geotropische Organ in der Vertikalstellung, d. i. in der geotropischen Gleichgewichtslage schüttelt, wobei die Reizbarkeit ja gleichfalls gesteigert werden müßte, so tritt gleichwohl keine Beschleunigung der geotropischen Krümmung ein, wenn man das Organ nach dem Schütteln horizontal legt.

4. Einen schönen experimentellen Beweis für die Richtigkeit der Statolithentheorie hat Buder[38]) mitgeteilt. Er brachte die Versuchsobjekte (Keimwurzeln von Lepidium sativum) 12—15 Minuten lang in die Horizontallage, bis alle Statolithenstärke sich den physikalisch unteren Wänden der Statocysten angelagert hatte. Dann wurde das Objekt um 180° gedreht und ebensolange in horizontaler Lage belassen wie früher, worauf nun alle Stärkekörner auf die nunmehr unteren Wände hinabgewandert waren. Da sich die beiden Reizungen in den um 180° verschiedenen Lagen kompensieren, so war am Ende der

zweiten Exposition einseitige Lagerung der Stärke ohne gleichzeitiges geotropisches Krümmungsbestreben erzielt. Nun begann die intermittierende Reizung in den beiden entgegengesetzten Horizontallagen mit einer Dauer der Einzelexpositionen von 8—10 Sekunden und darüber. Die Gesamtdauer der intermittierenden Reizung betrug 20—30 Minuten. Innerhalb dieser Zeit tritt keine Verlagerung der Stärke ein. Dann wurden die Versuchsobjekte auf den Klinostaten gebracht, worauf nach 40—90 Minuten die geotropischen Krümmungen stets im Sinne jener Horizontallage erfolgten, in der während der intermittierenden Reizung die Stärkekörner den physikalisch unteren Zellwänden angelagert waren. Ähnliche Versuche mit gleichem Ergebnis führte Buder mit Infloreszenzachsen von Capsella bursa pastoris aus, wobei die intermittierende Reizung durch schnelle Klinostatendrehung (Dauer einer Drehung 7—8 Sekunden) erzielt wurde. — Es leuchtet ein, daß diese Resultate nur mit Hilfe der Statolithentheorie erklärbar sind.

Erik Richter hat später den Buderschen Versuch in sinnreicher Weise modifiziert. Die Keimwurzeln von Linum usitatissimum wurden zunächst $2^1/_2$—$4^1/_2$ Minuten lang horizontal gelegt. Die Präsentationszeit wurde dabei nicht erreicht bzw. nicht überschritten, wohl aber hatte die Umlagerung der Stärkekörner innerhalb dieser Zeit schon in reichlichem Maße stattgefunden. Die eine Gruppe (*A*) von Keimwurzeln wurde so am Klinostaten befestigt, daß die von den Stärkekörnern bedeckten Wände senkrecht zur Drehungsebene orientiert waren. Bei der Drehung waren also diese Wände abwechslungsweise die physikalisch unteren und die physikalisch oberen Wände. Im ersteren Falle drückten die Stärkekörner auf sie und reizten die Plasmahäute. Es kam also zu einer intermittierenden geotropischen Reizung. Die andere Gruppe (*B*) von Keimwurzeln wurde am Klinostaten derart orientiert, daß die von den Stärkekörnern bedeckten Wände parallel zur Drehungsebene orientiert waren. Jetzt konnten bei der Drehung die Stärkekörner auf die Zellwände bzw. Plasmahäute, denen sie anlagen, überhaupt keinen Druck ausüben, die Reizung unterblieb. In beiden Gruppen betrug die Umdrehungszeit der Klinostatenachse 10 Sekunden. Von den 436 Wurzeln der Gruppe *A* (intermittierende Reizung) krümmten sich 208 (48 %), von den 428 Wurzeln der Gruppe *B* (keine Reizung) krümmten sich nur 113 (26 %), die offenbar schon in der Horizontallage etwas über die Präsentationszeit hinaus gereizt waren. Dieses verschiedene Verhalten der beiden Gruppen kann nur die Statolithentheorie verständlich machen.

5. Von Fr. Darwin und Pertz[39]), sowie später von Buder wurde festgestellt, daß eine Umlagerung der Statolithenstärke auch durch Zentrifugalkräfte bewirkt wird, die geringer sind als die Schwerkraft (1 g); doch geht die Umlagerung natürlich langsamer vor sich. Dieser Verspätung entspricht ziemlich genau die Verlängerung der Präsentationszeiten, die nach Bach stattfindet, wenn die angewandten Zentrifugalkräfte kleiner sind als 1 g. Dieser Parallelismus spricht, wie Buder bemerkt, jedenfalls zugunsten der Statolithentheorie[40]).

IV. Sinnesorgane für Lichtreize.

Das Licht kann entweder durch Helligkeitsschwankungen als ein gewisse Bewegungen auslösender Reiz auf die Pflanze einwirken, wie dies bei den Schlafbewegungen (nyktinastische Bewegungen) der Fall ist, oder indem es einseitig einfällt und so zu heliotropischen (phototropischen) oder heliotaktischen (phototaktischen) Bewegungen führt.

In den auf Helligkeitsschwankungen reagierenden Blattpolstern scheinen besondere Perzeptionsorgane für Lichtreize nicht vorhanden zu sein. Die Empfindlichkeit für den Wechsel von Licht und Dunkel dürfte allen Zellen des Bewegungsgewebes gleichmäßig zukommen. Als ein die Durchleuchtung der Polster begünstigende Einrichtung muß das Fehlen von lufterfüllten Interzellularräumen im äußeren Teile des Bewegungsgewebes bezeichnet werden.

Was die Perzeption des Lichtreizes beim Heliotropismus betrifft, so steht die Frage, ob sie durch besondere Sinnesorgane erfolgt, mit der anderen Frage im Zusammenhang, ob bei einseitigem Lichteinfall die dadurch bedingten Helligkeitsunterschiede empfunden werden, oder ob die Richtung der Lichtstrahlen als solche die Reizursache vorstellt. Von Ch. Darwin, Oltmanns u. a. wird ersteres angenommen, während Sachs, Noll, Fitting u. a. die letztere Auffassung vertreten. Vom physiologisch-anatomischen Standpunkt aus wird man der ersteren Annahme den Vorzug geben, denn im Inneren des lichtperzipierenden Organs werden bei einseitigem Lichteinfall unter allen Umständen bestimmte Helligkeitsunterschiede sich geltend machen, während die Richtung der einfallenden Lichtstrahlen als solche durch die unausbleiblichen Brechungen und Reflexionen um so stärkere Veränderungen erfahren wird, je tiefer die Lichtstrahlen in die Gewebe des betreffenden Pflanzenteiles eindringen. Wenn Helligkeitsunterschiede perzipiert werden, so braucht es sich keineswegs nur um solche Unterschiede auf den entgegengesetzten Seiten oder Flanken des heliotropischen Organes zu handeln; es können auch Helligkeitsunterschiede innerhalb der verschiedenen Bezirke der einzelnen Zellen empfunden werden. Vielleicht handelt es sich immer nur um solche interzellulare Helligkeitsdifferenzen.

A. Die Lichtperzeption parallelotroper Organe.

Bei der überwiegenden Mehrzahl der positiv heliotropischen Stengelorgane fällt so wie beim Geotropismus die Perzeptionszone mit der Reaktionszone, d. i. der im Längenwachstum begriffenen Zone, zusammen. Es fragt sich nun, ob sämtliche Gewebearten dieses Stengelteiles lichtempfindlich sind, oder ob eine mehr oder minder weitgehende Lokalisierung der Empfindlichkeit auf eine bestimmte Gewebeart Platz greift. Untersuchungen hierüber sind noch nicht angestellt worden. Sollte die Empfindlichkeit auf ein bestimmtes Gewebe lokalisiert sein, so wäre aus naheliegenden Gründen vor allem die Epidermis als eventuelles Perzeptionsorgan in Betracht zu ziehen. Denn in der Epidermis kommt sowohl die Richtung der Lichtstrahlen, wie auch der Helligkeitsunterschied zwischen Licht- und Schattenseite des Organs am ausgesprochensten und ungetrübtesten zur Geltung. Daß in der Epidermis oder auch im Rindenparenchym ganz

bestimmte, auch anatomisch ausgezeichnete Zellen oder Zellgruppen als Sinnesorgane für den Lichtreiz fungieren, ist wenig wahrscheinlich, doch nicht von vornherein ausgeschlossen.

Bereits von Ch. Darwin wurde gefunden und später von Rothert durch sehr eingehende und sorgfältige Untersuchungen bestätigt[41]), daß das positiv heliotropische Scheidenblatt (Keimblattscheide, Coleoptile) verschiedener Graskeimlinge (Avena sativa, Phalaris canariensis, Panicum miliaceum, Setaria viridis u. a.) an seiner Spitze für den Lichtreiz besonders empfindlich ist; der heliotropische Reiz pflanzt sich von hier aus gegen den unteren Teil des Scheidenblattes, bei den Paniceen sogar bis in das für Lichtreize gar nicht empfindliche Hypokotyl fort und verstärkt hier die heliotropische Krümmung, oder löst sie überhaupt erst aus. Bei Avena sativa ist die äußerste Spitze des Scheidenblattes in einer Länge von 1—1½ mm ganz besonders empfindlich; die heliotropische Sensibilität nimmt gegen die Basis zu nicht allmählich ab; schon ungefähr 3 mm hinter der Spitze ist die Empfindlichkeit so gering, wie in der Nähe der Basis.

Man kann demnach die Spitze des Scheidenblattes der Graskeimlinge sehr wohl als ein Sinnesorgan für den Lichtreiz bezeichnen; daß es zugleich auch ein Sinnesorgan für den Schwerkraftreiz ist oder, besser gesagt, ein solches enthält, ist schon früher besprochen worden (vgl. S. 565). Es ist nun nicht eben wahrscheinlich, daß dieselben Zellen, welche als Statocysten den Schwerkraftreiz perzipieren, zugleich die Sinneszellen für den Lichtreiz sind. Nun sind aber bei Phalaris canariensis, Panicum miliaceum, Eleusine indica u. a. sämtliche Zellen des Grundparenchyms der Blattspitze als Statocysten entwickelt; es bleiben sonach, wenn wirklich eine Arbeitsteilung Platz greift, für die Lichtperzeption nur die stärkefreien Epidermiszellen der Außenseite übrig (an die inneren Epidermiszellen ist unter normalen Verhältnissen kaum zu denken). Die lichtperzipierende Funktion der äußeren Epidermis ist um so wahrscheinlicher, als im darunter befindlichen Statolithenorgan zufolge des Auftretens zahlreicher, ziemlich großer Durchlüftungsräume die ursprüngliche Richtung der Lichtstrahlen durch wiederholte Reflexion und Brechung sehr gestört wird. Besondere histologische Eigentümlichkeiten, die als Anpassung an die Aufgabe der Lichtperzeption zu deuten wären, lassen sich allerdings nicht nachweisen. Die obersten Epidermiszellen sind häufig, doch nicht immer, palisadenartig gestreckt (Avena sativa, Phalaris canariensis u. a.). Stets aber fällt der große Plasmareichtum der Epidermiszellen in der besonders lichtempfindlichen Region auf, — eine Erscheinung, die ja auch sonst an reizperzipierenden Epidermiszellen sehr häufig zu beobachten ist.

Bei den negativ heliotropischen Wurzeln ist nach Kohl[42]) die Perzeption des Lichtes auf die Wurzelspitze beschränkt. Über eine weitergehende Lokalisierung der Empfindlichkeit ist nichts bekannt, auch ist eine solche wohl kaum zu erwarten.

B. Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter[43]).

Die Laubblätter vieler Pflanzen sind transversal-heliotropisch; ihre flach ausgebreiteten Spreiten befinden sich, wie Wiesner[44]) gezeigt hat, in der »fixen Lichtlage«, wenn sie senkrecht zur Richtung des stärksten diffusen

Lichtes des ihnen zu Gebote stehenden Lichtareales orientiert sind. In dieser Lage erfährt die Blattspreite die maximale Beleuchtung. Wiesner nennt solche Blätter »euphotometrisch«; hauptsächlich sind es Schattenpflanzen, deren Laubblätter dieses Verhalten zeigen.

Das Bewegungsorgan, welches die Blattspreite durch entsprechende Krümmungen oder Drehungen in die fixe Lichtlage bringt, ist gewöhnlich der Blattstiel oder ein gelenkartig entwickelter Teil desselben; häufig auch ein typisches Gelenkpolster. Schon Dutrochet hat die Vermutung geäußert, daß die Blattspreite bei der Erreichung der günstigen Lichtstellung auf das Bewegungsorgan, den Blattstiel, einen dirigierenden Einfluß ausübe. Erst Vöchting[45]) hat aber auf experimentellem Wege für Malva verticillata den Nachweis erbracht, daß die lichtperzipierende Spreite den Stiel beeinflußt und ihn, obgleich er selbst heliotropisch empfindlich ist, veranlaßt, solche Bewegungen auszuführen, daß die Spreite dadurch in die günstige Lichtlage kommt. Auch ich habe bei verschiedenen Pflanzen einen solchen Einfluß der Spreite feststellen können. Bei Begonia discolor gelangt die Spreite auch dann genau in die fixe Lichtlage, wenn der Blattstiel seiner ganzen Länge nach durch eine Stanniolumhüllung verdunkelt ist. Dasselbe ist der Fall, wenn man bei Monstera deliciosa den als Gelenk ausgebildeten obersten Teil des Blattstieles mit einem Stanniolverbande versieht. Obwohl verdunkelt, führt das Gelenk mit größter Sicherheit die erforderliche Krümmung oder auch Drehung aus, um die aus ihrer fixen Lichtlage herausgebrachte Spreite in diese zurückzuführen. Bei Tropaeolumarten (Trop. majus, minus und Lobbianum) führten Verdunkelungsversuche zu dem Ergebnis, daß die grobe Einstellung der Spreite in die fixe Lichtlage durch den positiv heliotropischen Blattstiel, die feinere Einstellung aber erst durch den Einfluß der Spreite auf den sich krümmenden Blattstiel erzielt wird. Bei Phaseolus multiflorus dagegen gelangt, wie schon Krabbe[46]) gefunden hat, das Primärblatt des Keimlings auch dann in die günstige Lichtlage, wenn die Spreite verdunkelt und bloß das angrenzende Gelenk belichtet ist. — Jedenfalls ist aber bei vielen, vielleicht den meisten Pflanzen mit transversal-heliotropischen Laubblättern die Spreite der ausschließlich oder vorzugsweise lichtempfindliche Teil, der Blattstiel dagegen in erster Linie bloß das Bewegungsorgan; die Perzeptionszone ist von der Reaktionszone räumlich getrennt.

Wenn nun die Frage aufgeworfen wird, ob das Perzeptionsvermögen für den Lichtreiz und für die Richtung der einfallenden Lichtstrahlen diffus in den Geweben der Blattspreite verbreitet ist, oder ob eine Lokalisierung des Perzeptionsvermögens auf ein bestimmtes Gewebe oder auf bestimmte Zellen oder Zellkomplexe Platz greift, so hat die letztere Alternative schon von vornherein die größere Wahrscheinlichkeit für sich. Die Spreite des euphotometrischen Blattes ist schon für geringe Abweichungen vom normalen Lichteinfall und dadurch bedingte Intensitätsunterschiede der Beleuchtung empfindlich. In allen unter der Epidermis der Blattoberseite gelegenen Geweben, zunächst also im Assimilationssystem, tritt aber infolge der unausbleiblichen Reflexionen, Brechungen und Absorptionen eine so starke Zerstreuung und Schwächung der die Blattfläche unter einem bestimmten Winkel treffenden Lichtstrahlen ein, daß diese Gewebe zur Perzeption der Richtung des in der Regel ohnehin schon wenig intensiven Lichtes gewiß nur in sehr geringem Maße geeignet sind. Es ist

daher schon von vornherein sehr wahrscheinlich, daß es die obere Epidermis der Blattspreite ist, die den Lichtreiz perzipiert.

In der Tat lassen sich im Bau der Epidermis auf der Oberseite des euphotometrischen Laubblattes Einrichtungen nachweisen, die zum Teil sicher, zum Teil sehr wahrscheinlich mit dieser Funktion im Zusammenhange stehen. Es sind in dieser Hinsicht mehrere Bautypen der Epidermis als lichtperzipierendes Sinnesepithel unterscheidbar, die im folgenden näher besprochen werden sollen.

1. Die papillöse Epidermis.

Der häufigste und zugleich vollkommenste Typus der oberseitigen Laubblattepidermis als Lichtsinnesorgan kennzeichnet sich durch die mehr oder minder starke Vorwölbung der Außenwände, während die Innenwände annähernd eben und parallel zur Blattoberfläche gelagert sind. Fällt auf eine solche Epidermiszelle senkrecht zur Blattoberfläche ein Strahlenbündel, so werden an ihren Außen- und Innenwänden, bzw. in den an sie angrenzenden Plasmahäuten ganz bestimmte, gesetzmäßige Beleuchtungsverhältnisse geschaffen. Die vorgewölbte Außenwand wird in ihrer Mitte vom Lichte senkrecht und nahezu senkrecht, an ihrer Randpartie aber unter spitzen Winkeln getroffen. Die Plasmahaut ist also in der Mitte am stärksten, gegen den Rand zu weniger stark beleuchtet. Noch auffallender ist aber dieser Intensitätsunterschied auf der Innenwand. Die Epidermiszelle stellt eine plankonvexe Sammellinse dar, und die auf die konvexe Außenseite parallel zur optischen Achse auffallenden Lichtstrahlen werden so gebrochen, daß die konvergierenden Lichtstrahlen die Mitte der Innenwand am stärksten beleuchten, während eine mehr oder minder breite Randzone überhaupt nicht direkt beleuchtet wird, sondern nur spärliches reflektiertes Licht vom Mesophyll her empfängt. Die schematische Abbildung (Fig. 257) stellt den Strahlengang in einer solchen Epidermiszelle vor, wobei der Einfach-

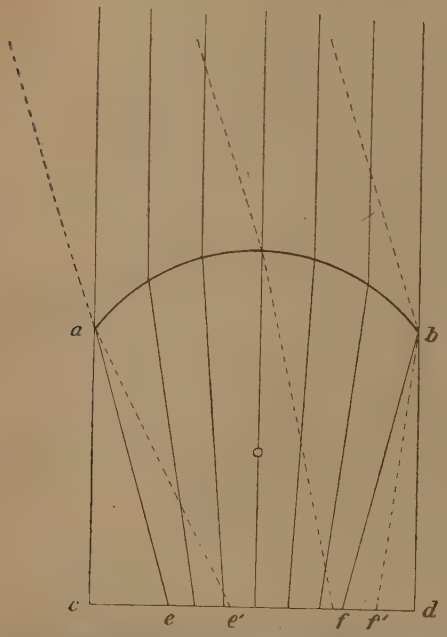


Fig. 257. Schematische Darstellung des Strahlenganges in der papillösen Epidermiszelle $abcd$; die Innenwand cd weist bei senkrechtem Lichteinfall ein helles Mittelfeld ef und eine dunkle Randzone ce und fd auf. Bei schrägem Lichteinfall (gestrichelte Linien) ist das helle Mittelfeld $e'f'$ verschoben.

heit halber die Außenwand als Teil einer Kugelfläche angenommen wurde. Der Konstruktion wurde der Brechungsexponent des Wassers (1,33) zugrunde gelegt. Man kann sich von dieser verschiedenen Intensitätsverteilung des Lichtes auf den Innenwänden der »papillösen« Epidermiszellen auch leicht durch einen einfachen physikalischen Versuch überzeugen, den ich als »Linsenversuch« bezeichnet habe: durch einen scharfen Oberflächenschnitt wird die Epidermis abgetragen und auf ein schwach benetztes Deckgläschen gebracht. Die vorgewölbten Außenwände müssen natürlich trocken bleiben. Dann legt man das Deckgläschen mit der Epidermis nach abwärts auf den Glasring einer feuchten Kammer und bringt diese auf den Tisch des Mikroskopes. Als Lichtquelle dient der Planspiegel des Stativs, der diffuses Tageslicht reflektiert. Stellt man nun auf die Innenwände der Epidermiszellen ein, so sieht man bei ungefähr senkrechtem Lichteinfall in jeder Zelle das helle Mittelfeld und die dunkle Randzone (Fig. 258).

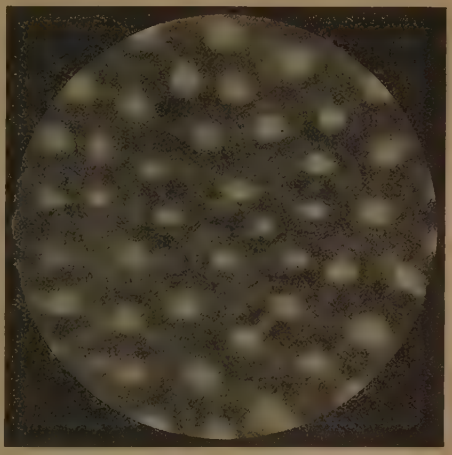


Fig. 258. Linsenversuch mit der Epidermis des Blattes von Anthurium leuconeurum bei senkrechtem Lichteinfall. Zentrische Intensitätsverteilung. (Photogramm.)

Auch auf andere Weise läßt sich jener auffallende Intensitätsunterschied veranschaulichen. Man braucht nur die abgetragene Epidermis auf ein mit Wasser benetztes Stück photographischen Papieres (»Kopierpapier«) zu legen und senkrecht zu beleuchten. Dann kann man nach Fixierung des photographischen Bildes schon bei Betrachtung mit einer starken Lupe oder bei schwacher Vergrößerung im auffallenden Licht auch mit dem Mikroskop die vollkommen geschwärzten Mittelfelder der Innenwände und die ganz lichten Randzonen oft auffallend scharf ausgeprägt wahrnehmen[47]).

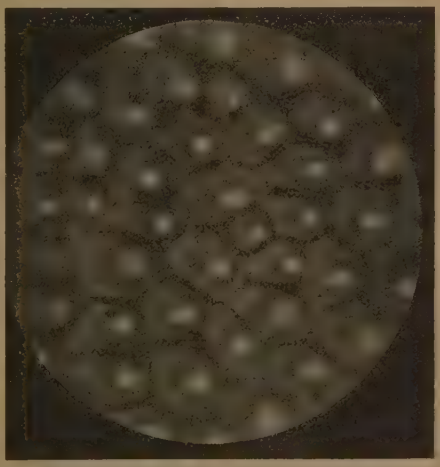


Fig. 259. Linsenversuch mit der Epidermis des Blattes von Anthurium leuconeurum bei schrägem Lichteinfall. Exzentrische Intensitätsverteilung. Die hellen Mittelfelder sind in jeder Zelle nach rechts verschoben. (Zum Versuch wurde dasselbe Präparat wie oben benutzt.)

Wenn nun das Licht nicht senkrecht, sondern schräg zur Blattfläche ein-

fällt, so tritt in der eben besprochenen zentrischen Intensitätsverteilung des Lichtes eine Verschiebung ein. Die vorgewölbten Außenwände werden jetzt auf der der Lichtquelle zugekehrten Seite stärker beleuchtet als am Scheitel und gar auf der entgegengesetzten Seite. Und ebenso findet auf den Innenwänden eine Verschiebung des hellen Mittelfeldes von der Mitte gegen die von der Lichtquelle abgekehrte Seite statt (Fig. 257 e', f', Fig. 259). Man kann sich davon beim Linsenversuch leicht überzeugen, indem man nach Entfernung der Zylinderblende den Spiegel drehend zur Seite schiebt, so daß das Licht schräg einfällt.

Es kann nach dem Gesagten keinem Zweifel unterliegen, daß die Laubblattspreite in ihrer papillösen Epidermis ein ausgezeichnetes, optisches Hilfsmittel besitzt, um sich über die Richtung des einfallenden Lichtes zu orientieren. Nach der von mir vertretenen Ansicht macht sie davon in folgender Weise Gebrauch. Wir haben uns die den Innenwänden der Epidermiszellen anliegenden Plasmahäute als lichtempfindlich vorzustellen. Und zwar handelt es sich um eine doppelte Unterschiedsempfindlichkeit: es wird erstens der Unterschied zwischen hell und dunkel und zweitens der Unterschied zwischen zentrischer und exzentrischer Beleuchtung der Innenwände wahrgenommen. Bei zentrischer Beleuchtung, d. i. bei senkrechtem Lichteinfall, herrscht heliotropisches Gleichgewicht; die exzentrische Beleuchtung bei schrägem Lichteinfall löst aber im Blattstiele eine heliotropische Reizbewegung aus, die die zentrische Intensitätsverteilung wieder herstellt und so das Blatt in die günstige fixe Lichtlage zurückführt. Die papillösen Epidermiszellen der transversal-heliotropischen Blattspreite verhalten sich also nach einem Vergleiche Ernst Machs analog wie das menschliche Auge, das sich dann in der heliotropischen Gleichgewichtslage befindet, wenn das Bild des fixierten Gegenstandes, z. B. einer Flamme, auf die Macula lutea fällt. Dies entspricht der zentrischen Intensitätsverteilung des Lichtes auf den Epidermisinnenwänden. Rückt das Bild auf die rechte oder linke Seite der Netzhaut, so dreht sich das Auge, bis das Bild wieder auf die Macula lutea fällt.

Der dioptrische, lichtkonzentrierende Apparat der lichtperzipierenden Epidermiszellen zeigt einen verschiedenartigen Bau. Im einfachsten Falle wölbt sich die ganze Epidermisaußenwand mehr minder sphärisch vor. Der Grad der Lichtkonzentration hängt dabei selbstverständlich von der Länge des Krümmungsradius ab. Gewöhnlich ist die Außenwand nur mäßig vorgewölbt (Fig. 260 A), so daß bei der geringen Zellhöhe der Brennpunkt der epidermalen Sammellinse tief unter der Innenwand im Mesophyll liegt. Bei Pflanzen mit sog. »Sammetblättern«, die meist Pflanzen des tropischen Regenwaldes sind (Anthurium-Arten, Philodendron Lindeni, Cyanophyllum magnificum u. a. Melastomaceen, Cissus discolor, Ficus barbata, Begonia Rex u. a. Begonienarten usw.), bildet die Epidermis-Außenwand eine mehr oder minder steile kegelförmige Papille, deren abgerundete Spitze als Sammellinse fungiert (Fig. 260 C, D). Ihr Brennpunkt liegt gewöhnlich vor der Innenwand im unteren oder oberen Teil der Epidermiszelle. Die hellen Mittelfelder beim Linsenversuch entsprechen demnach Zerstreuungskreisen. Wenn man beim Linsenversuch auf die Oberfläche der Epidermis mit einem Pinsel eine dünne Wasserschicht aufträgt, so ragen die abgerundeten Kuppen der Zellen gleich Inseln aus dem Wasser hervor und

fungieren nach wie vor als Sammellinsen. Auch das dauernd benetzte Sammetblatt ist also imstande, die Lichtrichtung zu perzipieren. Man darf daher in der kegelförmig papillösen Epidermis der Sammetblätter eine Anpassung an die häufige oder andauernde Benetzung erblicken, der die betreffenden Pflanzen an ihren natürlichen Standorten ausgesetzt sind.

Wenn die vorgewölbten Außenwände dünn sind und annähernd parallele Grenzflächen aufweisen, so kommt als lichtbrechendes Medium nur der Zellsaft in Betracht. Sind aber die Außenwände stark verdickt, dann spielt ihr starkes Lichtbrechungsvermögen gleichfalls eine Rolle. Es erweist sich jetzt als vorteilhaft, die dicken Außenwände zu plankonvexen oder bikonvexen Linsen zu gestalten (Faradaya, Paramignya, Albertisia).

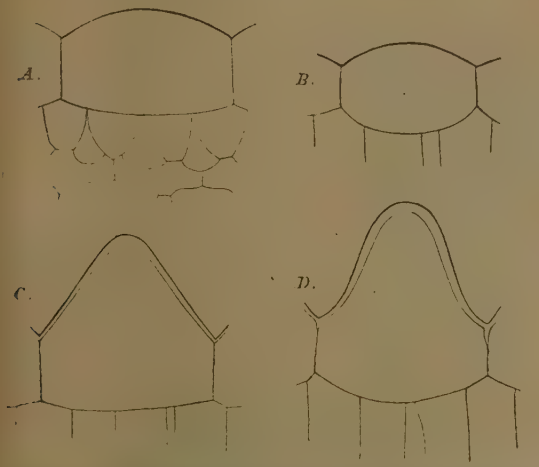


Fig. 260. *A* Epidermiszelle der Blattoberseite von Oxalis acetosella; *B* Epidermiszelle der Keimblattoberseite von Trifolium incarnatum; *C* Epidermiszelle von Ruellia Daveauana; *D* desgl. von Anthurium leuconeurum.

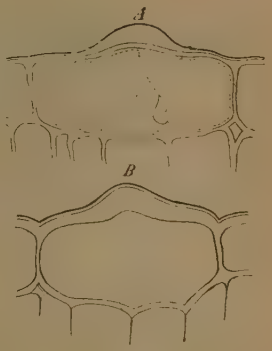


Fig. 261. *A* Epidermiszelle der Blattoberseite von Colocasia antiquorum; *B* desgl. von Aquilegia vulgaris.

Bei manchen Pflanzen ist nur ein kleiner zentraler Teil der Außenwand der Epidermiszelle vorgewölbt. Häufig verdickt sich dieser Teil zu einer kleinen, stark lichtbrechenden Sammellinse. Bei Colocasia antiquorum (Fig. 261 *A*) und Aquilegia vulgaris (Fig. 261 *B*, 263) wölbt sie sich nur nach außen vor und hat die Gestalt einer konkav-konvexen Linse. Das auffallend starke Lichtbrechungsvermögen der Linsen von Colocasia wird wahrscheinlich durch Einlagerung von Pektinstoffen bewirkt. Bei Vinca major (Fig. 262 *C*) ist die stark verdickte Außenwand in der Mitte mit einer kleinen, nur wenig vorspringenden, sich ringsum verflachenden Papille versehen; die dicke Cuticularschicht weist hier eine tüpfelartige Einsenkung auf, in die ein pfropfenartiger Fortsatz der gleichfalls sehr dicken Zelluloseschichten hineinragt. Bei Lonicera fragrantissima (Fig. 262 *D*) ist die Membranlinse ziemlich flach; zwischen den Cuticular- und den Zelluloseschichten ist eine mittlere sehr stark lichtbrechende Schicht eingeschaltet, die sich in der Papille zu einer plan- oder bikonvexen Linse verdickt; ihr starkes Lichtbrechungsvermögen beruht hauptsächlich auf Wachs-

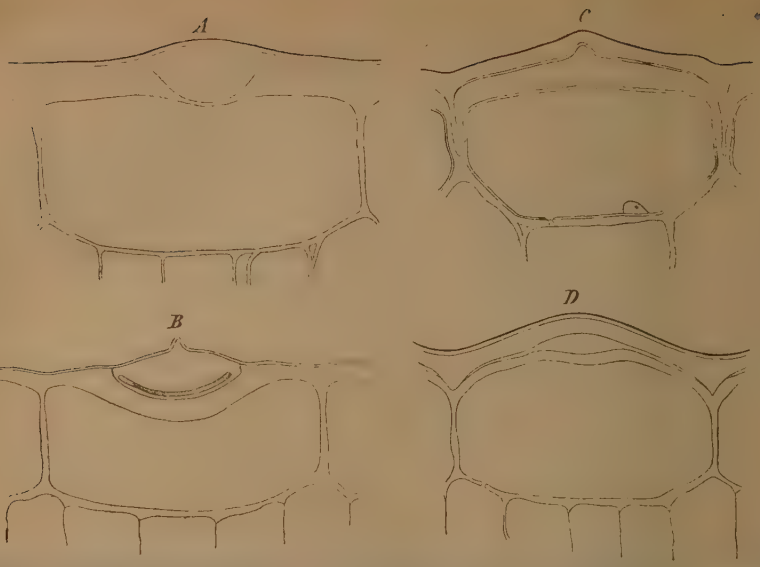


Fig. 262. *A* Epidermiszelle der Blattoberseite von Campanula persicifolia; *B* Epidermiszelle mit aufsitzender Linsenzelle von Petraea volubilis; *C* Epidermiszelle von Vinca major; *D* Epidermiszelle von Lonicera fragrantissima.

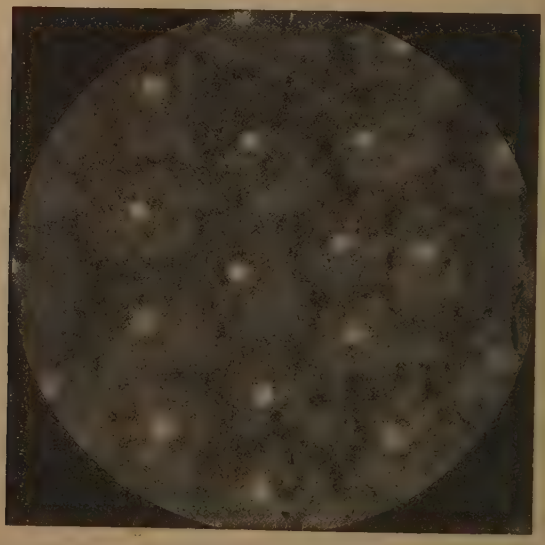


Fig. 263. Beleuchtung der Innenwände der Epidermiszellen des Blattes von Aquilegia vulgaris beim Linsenversuch. (Nach Seefried.)

einlagerung. In den Epidermisaußenwänden der Blattoberseiten von Campanula persicifolia (Fig. 262 *A*) fungieren die schon von Heinricher entdeckten stark verkieselten bikonvexen »Zellwandpfropfen« als Sammellinsen. Interessant ist, daß bei der Verbenacee Petraea volubilis in der Mitte der Außenwand fast jeder Epidermiszelle eine gleichfalls stark verkieselte Linse sitzt, die aber hier eine besondere Zelle darstellt. Die Außenwand dieser Linsenzelle ist sehr stark bikonvex verdickt, die Innenwand ist dünn, das Zellumen bildet auf dem Querschnitte nur eine schmale Spalte. Das der Außenwand aufsitzende winzig kleine Zäpfchen läßt erkennen, daß man es hier mit einem metamorphosierten Haar zu tun hat.

Wie ausgezeichnet alle diese kleinen Membranlinsen fungieren, lehrt Fig. 263, die die Beleuchtungsverhältnisse auf den Innenwänden der Epidermiszellen des Laubblattes von Aquilegia beim Linsenversuch photographisch darstellt. —

Fig. 264. Bildchen eines Mikroskopes auf den Innenwänden der Epidermiszellen des Blattes von Anthurium Warocqueanum beim »Linsenversuch«.

Wenn die Dimensionsverhältnisse der epidermalen Sammellinsen, sowie die Lichtbrechungsverhältnisse derartige sind, daß die Brennpunkte auf den Innenwänden liegen, oder diesen doch sehr genähert sind, so können natürlich auf den lichtempfindlichen Plasmahäuten mehr oder minder scharfe Bildchen von äußeren Gegenständen entworfen werden. Das ist z. B. bei Anthurium Warocqueanum der Fall. Das reproduzierte Photogramm (Fig. 264) zeigt, wie beim Linsenversuch auf den Innenwänden jeder Epidermiszelle innerhalb des Bildes der Blendenöffnung das winzig kleine Bildchen eines Mikroskopstativs erscheint, das zwischen dem Planspiegel und dem Fenster in entsprechender Höhe aufgestellt ist. Die Möglichkeit einer Bildperzeption ist demnach in solchen Fällen vorhanden. Doch ist nicht anzunehmen, daß eine solche tatsächlich zustande kommt. Beim Laubblatte handelt es sich ja nicht um Bildwahrnehmung, sondern um möglichst genaue Einstellung in die günstigste Lichtlage. Dieser Zweck wird aber ebensogut, vielleicht noch besser erreicht, wenn statt der Bildchen nur Zerstreuungskreise entstehen.

Je geringer die Lichtintensitäten sind, die einem Laubblatte zur Verfügung stehen, desto wichtiger ist für dasselbe die möglichst genaue Einstellung in die günstigste Lichtlage, desto besser muß demnach die oberseitige Blattepidermis ihrer Funktion, die Lichtrichtung zu perzipieren, angepaßt sein. Es war deshalb

zu erwarten, daß bei ein und derselben Pflanze die »Schattenblätter« mit einer zur Lichtperzeption besser geeigneten Epidermis ausgerüstet sind, als die »Sonnenblätter«. Nach den Untersuchungen Gaulhofers[48]) ist dies tatsächlich häufig der Fall. Gewöhnlich bildet das Schattenblatt Epidermispapillen aus, die das Licht stärker konzentrieren (Cercis siliquastrum, Prunus Padus, Fagus silvatica u. a.); bei Cydonia japonica sind die Außenwände der oberen Epidermiszellen am Sonnenblatte eben, am Schattenblatte dagegen flache, plankonvexe oder bikonvexe Linsen.

2. Die glatte Epidermis.

Der zweite weniger vollkommene und weniger häufige Haupttypus im Bau der oberen Epidermis des euphotometrischen Blattes kennzeichnet sich dadurch, daß die Außenwände nicht oder fast gar nicht papillös vorgewölbt, sondern mehr oder minder eben sind. Die ihnen anliegenden Plasmahäute sind also bei senkrechtem wie bei schrägem Lichteinfall gleichmäßig beleuchtet, in ersterem Falle stärker, in letzterem Falle schwächer. Dagegen sind bei diesem Typus

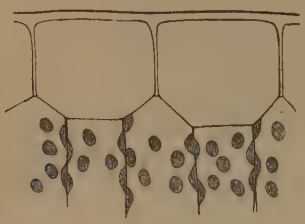


Fig. 265. Obere Epidermiszellen der Laubblattspreite von Monstera deliciosa.

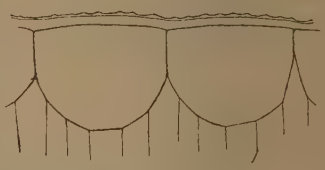


Fig. 266. Obere Epidermiszellen der Laubblattspreite von Franciscea macrantha.

die Innenwände meist nicht eben, sondern gegen das Assimilationsgewebe vorgewölbt, und zwar entweder so, daß sie auf dem Querschnitt bogig erscheinen (Fig. 266) oder so, daß die Wand zweimal gebrochen erscheint; der untere Teil der Epidermiszelle hat also die Gestalt einer abgerundeten Kuppe oder einer abgestutzten Pyramide (Fig. 265). Bei senkrechtem Lichteinfall ist also wieder die Mittelpartie der Innenwand am stärksten, die Randzone (bzw. die Seitenwände der abgestutzten Pyramide) am schwächsten beleuchtet. Bei schrägem Lichteinfall wird wieder die Intensitätsverteilung des Lichtes entsprechend verschoben und so das heliotropische Gleichgewicht gestört.

Diesem Typus gehören z. B. die Blätter von Monstera deliciosa und anderen Aroideen, von Hedera helix, Araliaarten, Franciscea macrantha u. a. an.

Sehr häufig kombinieren sich die beiden Haupttypen der lichtperzipierenden Laubblattepidermis in der Weise, daß sowohl die Außenwände, wie die Innenwände vorgewölbt sind; die Zellen besitzen dann die Gestalt von bikonvexen Linsen. Bei senkrechtem Lichteinfall, also in der fixen Lichtlage, sind diese Epidermiszellen nicht nennenswert leistungsfähiger als die plankonvexen. Bei schrägem Lichteinfall dagegen rückt das helle Mittelfeld auf die geneigte Randzone der Innenwand hinüber, das Licht fällt hier also unter günstigeren

Winkeln ein, als wenn die Innenwand ganz eben wäre, und der Helligkeitsunterschied wird größer.

Bei verschiedenen Pflanzen mit transversal-heliotropischen Laubblättern sind die Epidermiszellen der Blattoberseite mit ebenen Außen- und Innenwänden versehen. Trotzdem sind, wie Gaulhofer[49]) gezeigt hat, auch hier Einrichtungen vorhanden, die analoge Beleuchtungsunterschiede auf den Innenwänden bewirken, wie bei Vorwölbung der Außen- oder Innenwände, und die somit die Perzeption der Lichtrichtung ermöglichen. Das optische Hilfsmittel, das dazu verwendet wird, ist die totale Reflexion des Lichtes.

Bei der Mehrzahl der hierhergehörigen Pflanzen (Banisteria splendens, Aporrhiza paniculata, Anamospermum japurense, Cocculus laurifolius u. a.) treten in den Außenwänden jeder Epidermiszelle sog. Randtüpfel auf (Fig. 267 *A*). Ihre Form ist sehr wechselnd; stets sind aber die Tüpfelkanäle vom Zellumen aus schräg nach oben und außen gerichtet. Das auf die Tüpfelwand auffallende Licht wird total reflektiert, so daß bei senkrechtem Lichteinfall unter jedem Tüpfel auf der Innenwand ein dunkler Fleck entsteht. Bei schrägem Lichteinfall werden die dunklen Flecke auf der der Lichtquelle zugekehrten Seite der Innenwand breiter, auf der entgegengesetzten Seite verschwinden sie: also wieder zentrische und exzentrische Intensitätsverteilung des Lichtes.

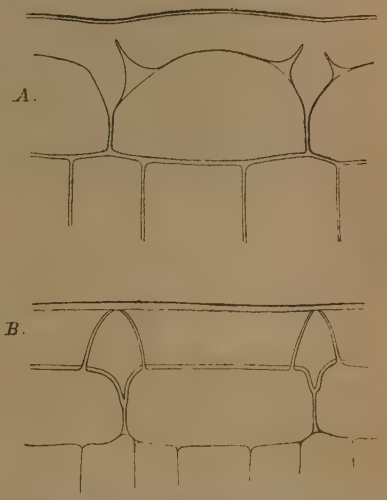


Fig. 267. *A* Epidermiszelle der Laubblattoberseite von Banisteria splendens mit Randtüpfeln. *B* Epidermiszelle von Hyperbaena laurifolia mit Randspalten.

An Stelle einzelner Randtüpfel treten bei einigen Pflanzen (Abuta concolor, Hyperbaena laurifolia, Anamospermum reticulatum) zusammenhängende, schmale Randspalten auf (Fig. 267 *B*), die gleichfalls schräg nach außen zu verlaufen; so werden zusammenhängende spiegelnde Flächen geschaffen, die bei senkrechtem und schrägem Lichteinfall ganz ähnliche Intensitätsunterschiede auf den Innenwänden hervorrufen, wie die papillöse Vorwölbung der Außenwände. In analoger Weise können auch windschiefe Radialwände (Hoya carnosa, Maranta setosa) wirksam sein.

3. Lokale Lichtsinnesorgane.

Bei den meisten Pflanzen mit transversalheliotropischen Laubblättern fungiert die ganze Epidermis der Blattoberseite als lichtperzipierendes Sinnesepithel. Nicht selten macht sich dabei eine gewisse Bevorzugung des Blattrandes oder bestimmter Blattpartien bemerkbar, insofern hier die Epidermiszellen in höherem Maße geeignet sind, die Lichtrichtung zu perzipieren (Tropaeolum majus, Campanula persicifolia, Begonia Rex). Wenn die Arbeitsteilung noch weiter geht,

so kommt es zur Bildung lokaler Lichtsinnesorgane, die nur aus einer oder aus wenigen Zellen bestehen. Sie unterscheiden sich in anatomischer Hinsicht oft auffallend von den übrigen Epidermiszellen und können dann als Ocellen bezeichnet werden.

Bei Dioscorea quinqueloba kommen zwischen den gewöhnlichen Epidermiszellen mit schwach vorgewölbten Außen- und Innenwänden vereinzelte, seltener zu kleinen Gruppen vereinigte größere Epidermiszellen mit kegelförmigen, am Scheitel abgerundeten Papillen vor; die Zellwand ist am Scheitel dicker, zuweilen bikonvex. Beim Linsenversuch sieht man sofort, um wie viel stärker diese Zellen das Licht konzentrieren, als die gewöhnlichen Epidermiszellen.

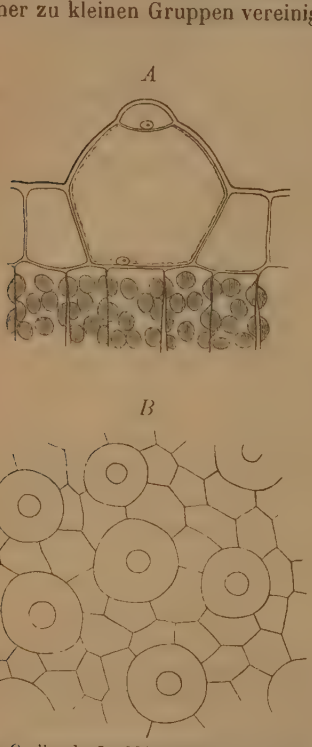


Fig. 268. Ocellen der Laubblattoberseite von Fittonia Verschaffeltii. *A* Längsschnittsansicht (Blattquerschnitt). *B* Oberflächenansicht.

Das schönste Beispiel für das Auftreten scharf differenzierter Ocellen liefert das Laubblatt der in Peru einheimischen Acanthacee Fittonia Verschaffeltii. Zwischen den gewöhnlichen Epidermiszellen mit flachen Außenwänden, die ein Maschenwerk bilden, liegen in großer Anzahl (120—200 pro qmm) bedeutend größere Zellen mit stark vorgewölbten Außenwänden (Fig. 268). Ihre Innenwände sind eben, die Seitenwände gegen die Zellachse geneigt. Dem Scheitel jeder solchen Zelle sitzt eine sehr kleine bikonvexe Linsenzelle auf, mit stark gewölbter Außen- und schwächer gewölbter Innenwand. Ihr vollkommen klarer Inhalt ist etwas stärker lichtbrechend, als der wasserhelle Inhalt der großen Zelle. Durch den Linsenversuch kann man sich leicht davon überzeugen, daß dieser zweizellige optische Apparat, der manche Analogien mit dem Bau eines tierischen Auges einfachster Art (eines sog. »Richtungsauges«) darbietet, in sehr vollkommener Weise eine ungleiche Beleuchtung der Innenwand seiner großen Zelle herstellt: das helle Mittelfeld und die dunkle Randzone sind scharf ausgeprägt.

Ähnlich gebaute Ocellen kommen auf den Laubblättern von Impatiens Mariannae vor. Hier sowohl wie bei Fittonia sind sie als umgewandelte Haare aufzufassen. Bei verschiedenen Peperomiaarten, deren Laubblätter in sehr ausgesprochenem Maße euphotometrisch sind, stellen hauptsächlich die großen blasigen Fußzellen kurzer Haare geeignete Lichtkondensoren vor.

4. Experimentelle Beobachtungen über die Bedeutung der oberseitigen Laubblattepidermis als Lichtsinnesorgan[50]).

Bei der experimentellen Prüfung der von mir auf Grund einer Reihe von Beobachtungtatsachen angenommenen Bedeutung der papillösen Epidermis der Blattoberseite für die Perzeption der Lichtrichtung handelte es sich stets darum, die Funktion der papillösen Epidermiszellen als Sammellinsen auszuschalten und dann festzustellen, ob das betreffende Blatt nach Verdunkelung seines Stieles noch imstande ist, die Lichtrichtung wahrzunehmen und in die günstige Lichtlage einzurücken. Unter der Annahme, daß das Lichtbrechungsvermögen des Zellsaftes annähernd das des Wassers ist, kann die Ausschaltung der Linsenfunktion durch Benetzung der Blattoberseite mit Wasser geschehen; man kann das Blatt ganz unter Wasser tauchen oder nach Benetzung der Blattoberseite behufs Herstellung einer ebenen Grenzfläche mit einem Glimmerplättchen bedecken.

Eine vollständige Ausschaltung der Linsenfunktion ist natürlich nur dann möglich, wenn der Zellsaft der Epidermiszellen nicht stärker lichtbrechend ist, als Wasser und wenn die Sammellinsen nicht etwa stark lichtbrechende, cutinisierte, verkieselte oder mit Wachseinlagerungen versehene Zellwandverdickungen sind. Auch dürfen die Innenwände der Epidermiszellen gegen das Assimilationsgewebe nicht vorgewölbt sein. Doch wenn selbst diese Voraussetzungen erfüllt sind, so kommt es trotzdem in vielen Fällen auch nach Benetzung der papillösen Epidermiszellen mit Wasser auf ihren Innenwänden infolge von Reflexionserscheinungen zu analogen, wenn auch geringeren Unterschieden in der Intensitätsverteilung des Lichtes, wie bei trockener Epidermis. Ist die Unterschiedsempfindlichkeit der Pflanze groß genug, so kann also auch nach Ausschaltung der Linsenfunktion der Epidermiszellen die Einstellung in die günstige Lichtlage erfolgen. Ist sie nicht groß genug, so kann das Blatt die Lichtrichtung nicht perzipieren und führt keine heliotropische Bewegung aus.

Um die Ergebnisse der Benetzungsversuche richtig beurteilen zu können, ist es demnach vor allem nötig, die Größe der Unterschiedsempfindlichkeit der Pflanze gegenüber Lichtintensitätsunterschieden zu kennen. Nach von mir angestellten Versuchen, wobei die Versuchsobjekte zwischen zwei gleichgroßen Spiegeln aufgestellt waren, die das Licht einer Auerlampe reflektierten, beträgt die Helligkeitsdifferenz, die eben noch perzipiert wird, also die Unterschiedsschwelle, für das Hypokotyl von Lepidium sativum $^1/_{26}$, von Ipomaea pupurea $^1/_{38}$, von Brassica Napus $^1/_{42}$, für die Keimblattscheide von Avena sativa $^1/_{38}$, für die Inflorenszenzachse von Capsella bursa pastoris $^1/_{75}$. Beim Menschen beträgt die Unterschiedsschwelle etwa $^1/_{100}$, im gewöhnlichen Leben steigt sie auf $^1/_{30}$. Es darf daher behauptet werden, daß empfindlichere Pflanzen eine ebenso große Unterschiedsempfindlichkeit für Helligkeitsdifferenzen besitzen, wie der Mensch. Es ist daher auch die Annahme zulässig, daß die Helligkeitsunterschiede, die der Beobachter auf den Innenwänden der Epidermiszellen wahrnimmt, auch für die Pflanze die Schwellenwerte erreichen.

Die von mir u. a. mit den Blättern verschiedener Pflanzen ausgeführten Benetzungsversuche ergaben, wie nach dem oben Gesagten begreiflich ist, ver-

schiedene Resultate. In manchen Fällen, so z. B. bei jugendlichen Pflänzchen von Begonia semperflorens waren die oberseits mit Wasser benetzten Blätter vollkommen außerstande, die Lichtrichtung wahrzunehmen; sie machten nicht den geringsten Versuch, bei schräger Beleuchtung in die günstige Lichtlage einzurücken. In anderen Fällen (z. B. bei Tropaeolum majus, Begonia discolor) nahmen auch benetzte Blätter, allerdings langsamer als unbenetzte, die günstige Lichtlage an. Dann waren aber auch die Innenwände der Epidermiszellen mehr wieder vorgewölbt, oder es stellten sich auf Grund von Reflexionserscheinungen auf den Innenwänden analoge Beleuchtungsunterschiede ein, wie in der unbenetzten Epidermis, wenn auch in abgeschwächtem Maße. Derartige Benetzungsversuche sind demnach überhaupt nicht geeignet, die Linsenfunktion der papillösen Epidermiszellen in ihrer Bedeutung für die Lichtperzeption des transversalheliotropischen Laubblattes in das rechte Licht zu setzen.

Ich habe deshalb mit den Blättern von Tropaeolum majus neue Versuche in der Art angestellt, daß nur ein Teil der Blattfläche mit Wasser benetzt und mit dem Glimmerplättchen bedeckt wurde, während der andere Teil trocken blieb. An der Grenze zwischen benetzter und unbenetzter Blattpartie wurde ein leichter schwarzer Papierschirm angebracht. Der Blattstiel war entsprechend verdunkelt. Dann wurden beide Blattpartien von entgegengesetzter Seite her schräg beleuchtet. Das Ergebnis war, daß sich die Blattfläche stets gegen jene Lichtquelle neigte, welche die trockene Blattpartie beleuchtete. Dies war auch dann der Fall, wenn bei gleich intensiver Beleuchtung beider Blattpartien die mit Wasser benetzte 2,2—4,8mal so groß war, als die trockene, oder wenn bei gleicher Größe beider Blattpartien die benetzte ungefähr doppelt so stark beleuchtet wurde, als die trockene. — Diese Benetzungsversuche lehren also einwandfrei, daß unter den gegebenen Verhältnissen die Sammellinsenfunktion der oberseitigen Epidermiszellen für den Sinn der Reaktion des Blattes ausschlaggebend ist. Sie ist es deshalb, weil sie die für die Perzeption der Lichtrichtung maßgebenden Beleuchtungsunterschiede auf den Innenwänden der Epidermiszellen herbeiführt, oder wenn diese infolge anderer Struktureigentümlichkeiten schon vorhanden sind, in gleichem Sinne so sehr verstärkt, daß die Reizintensität eine außerordentliche Steigerung erfährt. In gewissem Sinne wirken also die Verwölbungen der Epidermisaußenwände wie optische Stimulatoren[51]).

Um die Bedeutung der oberen Blattepidermis für die Lichtperzeption zu prüfen, hat Nordhausen die Laubblätter von Begonia semperflorens und Schmidtiana oberseits mit feinstem Bimssteinpulver abgeschliffen und so die Epidermiszellen getötet. Derart behandelte Blätter sollen trotzdem, wenn auch gewöhnlich langsamer als sonst, die fixe Lichtlage wieder erreichen; Nordhausen folgert daraus die Bedeutungslosigkeit der Epidermis für die Lichtperzeption. Eine von Werdermann vorgenommene Wiederholung dieser Versuche hat aber ergeben, daß derart operierte Blätter sehr verschiedenartige, durch die so schwere Verwendung ausgelöste Bewegungen ausführen, von denen die Blattspreiten hin und wieder zufällig in eine günstigere Lichtlage gebracht werden können. Allein wenn selbst Blätter mit getöteter Epidermis die Lichtrichtung perzipieren sollten, so würde daraus doch noch nicht die Unrichtigkeit meiner Theorie zu folgern sein. Wie schon in der Einleitung (S. 9) hervorgehoben wurde, sind

die Ergebnisse von Resektionsversuchen niemals eindeutig, weil die Funktion, deren Organ operativ entfernt wurde, auf selbstregulatorische Weise einem anderen Organ übertragen werden kann, das diese Funktion, wenn auch nicht vollkommen, so doch halbwegs genügend zu erfüllen vermag. Bei Begonia könnten die subepidermalen, trichterförmigen Assimilationszellen um so eher die Funktion der abgetöteten Epidermiszellen übernehmen, als sie nach der Operation ihre Außenwände infolge des Turgordruckes verwölben. So können auf ihren Innen- und Seitenwänden ganz ähnliche Helligkeitsunterschiede sich einstellen, wie auf den Innenwänden bikonvexer Epidermiszellen.

C. Der Augenfleck[52]).

Bei zahlreichen Flagellaten (z. B. den Euglenaceen), verschiedenen Peridineen und bei den Schwärmsporen der meisten grünen Algen ist es der schon seit langem bekannte »Augenfleck« (Stigma), der aller Wahrscheinlichkeit nach zur Lichtperzeption seitens dieser niederen Organismen, bzw. Fortpflanzungszellen, in naher Beziehung steht.

Der Augenfleck ist ein rot oder braun gefärbtes, gegen das Cytoplasma scharf abgegrenztes Organ des Protoplasten von scheibenförmiger, linsen- oder auch stäbchenförmiger Gestalt. Nach den Untersuchungen von Klebs, Schilling und Francé besteht er bei den Flagellaten aus einem plasmatischen Stroma, dem die Pigmentkörnchen eingebettet sind; bei Volvox und den Chlorophyceenschwärmsporen ist er nach Overton vollständig homogen. Daß die von Francé beobachteten farblosen Einschlüsse (Paramylon- bzw. Stärkekörner) als lichtkonzentrierende Organe dienen, ist kaum anzunehmen. Zuweilen liegt der Augenfleck im Plasma, nicht selten einem Chromatophor genähert oder auch angelagert (Chrysomonadineen, Cryptoglena, Draparnaldia). In manchen Fällen liegt er in der Hautschicht, die sich an dieser Stelle zum Stigma umgewandelt hat; bei den Euglenaceen grenzt er derart an die Hauptvakuole; bei Cladophora laetevirens repräsentiert er nach Strasburger eine bandförmige, vorgewölbte Verdickung der äußeren Plasmahaut, unter der ein linsenförmiger homogener Raum im Cytoplasma auftritt.

Die Gründe, die für die obenerwähnte Funktion des Augenfleckes sprechen, sind verschiedener Art. Zunächst spricht seine Lage am Vorderende des aktiv beweglichen Protoplasten dafür, ferner der Umstand, daß alle Flagellaten, Peridineen und Schwärmsporen, die Augenflecke besitzen, auch phototaktisch reizbar sind; allerdings sollen auch einige stigmalose Flagellaten und Peridineen lichtempfindlich sein. Erwähnenswert ist auch, daß sich nach L. Klein in Volvoxkugeln nur jene Zellen durch einen intensiv gefärbten Augenfleck auszeichnen, die um den bei der Bewegung nach vorn gekehrten Pol liegen.

Experimentelle Untersuchungen über die Funktion des Augenfleckes hat bisher nur Th. W. Engelmann angestellt. Er stellte fest, daß bei partieller Beschattung einer im Lichte schwimmenden Euglena viridis erst dann die Bewegung sistiert wird und die Umkehr eintritt, wenn das farblose Vorderende mit dem Augenfleck ins Dunkel taucht. »Die Lichtperzeption von Euglena hat also ausschließlich am chlorophyllfreien Vorderende des Körpers ihren Sitz.« Freilich tritt die Reaktion schon ein, bevor noch der Augenfleck selbst beschattet wird.

Lichtempfindlich ist also das ihm benachbarte farblose Plasma, nach Wager die linsenförmige Verdickung der Geißel, die gerade vor dem Stigma liegt. Wahrscheinlich wird auch bei den Schwärmsporen das farblose Plasma in nächster Nähe des Augenfleckes allein das Licht perzipieren. Der Augenfleck selbst hätte mithin bloß die Bedeutung eines Hilfsapparates; am nächsten liegt es anzunehmen, daß er gleich den »Pigmentbechern« tierischer Augen als Lichtschirm fungiert, der die lichtperzipierende Plasmapartie vor allseitiger Belichtung schützt und so die Wahrnehmung der Richtung des einfallenden Lichtes erleichtert.

Anmerkungen.

1) Vgl. G. Haberlandt, Über den Begriff Sinnesorgan in der Tier- und Pflanzenphysiologie, Biolog. Centralblatt, Bd. XV, 1905. In diesem Aufsatze wird gezeigt, daß der vergleichende Tier- und Pflanzenphysiologe die Ausdrücke: Sinnesorgane, Sensibilität, Empfindung, Wahrnehmung usw. unbedenklich gebrauchen kann, wenn er auch nur die materiellen, bzw. kausalmechanischen Vorgänge ins Auge faßt, die von der Reizaufnahme bis zur Reizreaktion führen. Dem Physiologen sind diese Vorgänge die Hauptsache und die eventuellen psychischen Vorgänge, deren Vorhandensein bei niederen Tieren und Pflanzen weder bewiesen noch widerlegt werden kann, bloße Begleiterscheinungen. Vgl. ferner G. Haberlandt, Über Reizbarkeit und Sinnesleben der Pflanzen, Vortrag, gehalten in der feierlichen Sitzung der k. Akademie der Wissensch. in Wien am 30. Mai 1908, Almanach der k. Akad. der Wiss., 58. Jahrg., 1908. Warwara Polowzow, Methodologisches zum Problem der Reizerscheinungen (Untersuchungen über Reizerscheinungen bei den Pflanzen), Jena 1909.

Wenn die Ergebnisse der neueren Reizphysiologie und Sinnesphysiologie der Pflanzen von A. Pauly, R. Francé, Ad. Wagner u. a. in weitgehendster Weise zur Begründung einer Psychobiologie und Pflanzenpsychologie auf lamarckistischer Grundlage herangezogen werden, so liegt hier ein Gedankensprung vor, der nicht gerechtfertigt ist. Man kann die Möglichkeit psychischen Geschehens im ganzen Tier- und Pflanzenreich ruhig zugeben, ohne auch nur im entferntesten daran zu denken, daß die verschiedenartigsten Selbstregulationen des Organismus, physiologische und morphologische Anpassungsvorgänge nach Analogie des zielbewußten menschlichen Handelns, d. i. teleologisch im strengen Sinne des Wortes, zu erklären sind.

2) Fr. Noll, Die Wirkungsweise von Schwerkraft und Licht auf die Gestaltung der Pflanze, Naturwissenschaftl. Rundschau, 1888; Derselbe, Das Sinnesleben der Pflanzen, Vortrag, gehalten bei dem Jahresfeste der Senckenbergischen Naturf. Gesellschaft in Frankfurt a. M., 1896.

3) G. Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perzeption mechanischer Reize. Leipzig 1901, II. Aufl., 1906. Vgl. auch die in diesem Buche zitierte ältere Literatur.

4) P. Stark, Experimentelle Untersuchungen über das Wesen und die Verbreitung der Kontaktreizbarkeit, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. LVII, 1916; Derselbe, Über den Einfluß von Kontaktreizen usw., Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XXXV, 1917.

5) W. Pfeffer, Zur Kenntniss der Kontaktreize, Untersuchungen aus dem bot. Institut zu Tübingen, Bd. I, 1885. G. Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich, S. 126 ff. A. Borzi, Anatomia dell' apparato senso-motori dei cirri delle Cucurbitacee, Contribuzioni alla Biologia vegetale, Vol. III, 1903.

6) Von Fitting (Untersuchungen über den Haptotropismus der Ranken, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVIII, 1903) wurde in neuerer Zeit gefunden, daß bei den nicht allseits haptotropisch empfindlichen Ranken, wozu auch die Cucurbitaceenranken gehören, nicht nur die

bei der Krümmung zur Konkavseite werdende Unterseite empfindlich ist, sondern auch die früher für unempfindlich gehaltene Oberseite. Ihre Berührung löst aber keine Bewegung aus, sondern hat bloß eine Hemmung der durch die Reizung der Unterseite induzierten Einkrümmung zur Folge. Fitting ist der Ansicht, daß die Oberseite einer solchen Ranke dieselbe Art von Kontaktempfindlichkeit aufweist, wie die Unterseite. Ist das richtig, so muß es einigermaßen auffallen, daß in der Regel bloß die Unterseiten der Cucurbitaceenranken mit Fühltüpfeln versehen sind; man könnte daraus sogar ein Argument gegen die Funktion dieser Tüpfel als Perzeptionsorgane ableiten. Allein Fitting macht selbst darauf aufmerksam (l. c. S. 560), daß gerade bei den Cucurbitaceen die Reizung der Rankenoberseite oft nur eine Abschwächung der Einkrümmung zur Folge habe. Das würde also auf eine geringere Empfindlichkeit der tüpfellosen Oberseite hinweisen. Übrigens hat Pfeffer bei Bryonia auch auf der Oberseite der Ranken Tüpfel aufgefunden. Wahrscheinlich wird dieses Vorkommen auch noch bei anderen Cucurbitaceen zu konstatieren sein.

7) Ch. Darwin, Die Bewegungen und Lebensweise der kletternden Pflanzen, übersetzt von J. V. Carus, Stuttgart 1876. W. Pfeffer, Zur Kenntniss der Kontaktreize, Untersuchungen aus dem bot. Institut zu Tübingen, Bd. I, 1885. G. Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich, II. Aufl., S. 149 ff. W. Pfeffer, Über die Verbreitung der haptotropischen Reaktionsfähigkeit und das Wesen der Tastreizbarkeit, Berichte der Gesellschaft der Wissenschaften zu Leipzig, Bd. LXVIII, 1916.

8) Ch. Darwin, Insektenfressende Pflanzen, übersetzt von Carus, 1876. W. Pfeffer, Zur Kenntniss der Kontaktreize, l. c. S. 543. G. Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich, II. Aufl., S. 119 ff.

9) G. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, II. Aufl., 1886, S. 479; Derselbe, Sinnesorgane im Pflanzenreich, II. Aufl., S. 17 ff.

10) Ch. Darwin, Über die Einrichtungen zur Befruchtung britischer und ausländischer Orchideen durch Insekten, übersetzt von H. Bronn, Stuttgart 1862. G. Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich, II. Aufl., S. 63 ff. H. v. Guttenberg, Über den Bau der Antennen bei einigen Catasetumarten, Sitzungsberichte der Akad. d. Wiss. in Wien, Bd. CXVII, 1908. Bei einigen Catasetumarten sind die Antennen nach Art der Fühlborsten gebaut; Derselbe, Anatomisch-physiologische Studien an den Blüten der Orchideengattungen Catasetum Rich. und Cycnoches Lindl., Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. LVI, 1915.

11) Fr. Unger, Anatomie und Physiologie der Pflanzen, 1853, S. 419. W. Kabsch, Anatomische und physiologische Beobachtungen über die Reizbarkeit der Geschlechtsorgane, Bot. Ztg., 1861. G. Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich, II. Aufl., S. 24 ff.

12) G. Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich, II. Aufl., S. 32 ff.

13) G. Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich, II. Aufl., S. 154 ff.

14) G. Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich, II. Aufl., S. 109 ff.

15) Ch. Morren, Recherches sur le mouvement et l'anatomie des étamines du Sparmannia africana, Nouveaux Mém. de l'Acad. de sciences de Bruxelles, t. XIV, 1884. G. Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich, II. Aufl., S. 47 ff.

16) Ch. Darwin, Über die Einrichtungen zur Befruchtung britischer und ausländischer Orchideen durch Insekten, 1862. G. Haberlandt, Sinnesorgane, II. Aufl., S. 71 ff.

17) W. Kabsch, Anatomische und physiologische Beobachtungen über die Reizbarkeit der Geschlechtsorgane, Bot. Ztg., 1861, S. 33 ff. H. Müller, Alpenblumen, Leipzig 1881. G. Haberlandt, Sinnesorgane, II. Aufl., S. 34. K. Linsbauer, Zur Kenntnis der Reizbarkeit der Centaureafilamente, Sitzungsberichte der Akad. d. Wiss. in Wien, Bd. CXIV, 1905. J. Brunn, Untersuchungen über Stoßreizbarkeit, Inaug.-Dissertation, Leipzig 1908. Von Linsbauer und Brunn wird die Funktion der Haare an den Filamenten der Cynareen als Fühlhaare, d. i. als echte Perzeptionsorgane in Abrede gestellt; sie fassen diese Haare nur als Stimulatoren auf. Vgl. G. Haberlandt, Sinnesorgane, II. Aufl., S. 46, 47.

18) G. Haberlandt, Sinnesorgane, II. Aufl., S. 104 ff.; Derselbe, Über die Fühlhaare von Mimosa und Biophytum, Flora, Bd. XCIX, 1909.

19) Ferd. Cohn, Über die Funktion der Blasen von Aldrovandia und Utricularia, Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. I, 3. Heft, 1864. K. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, II. Teil: Insektivoren, 1891, S. 72. G. Haberlandt, Sinnesorgane, II. Aufl., S. 129 ff.

20) Sydenham Edwards, Curtis' Botanical Magazine, vol. XX, 1804. C. A. Oudemans, Over de prikkelbarheid der bladen van Dionaea muscipula Ellis., Verslagen en Mededeelingen der k. Akademie van Wetenschappen, IX. Deel, Amsterdam 1859. Ch. Darwin, Insektenfressende Pflanzen, 1876, S. 259ff. H. Munk, Die elektrischen und Bewegungserscheinungen am Blatte der Dionaea muscipula, Leipzig 1876. A. Batalin, Mechanik der Bewegungen der insektenfressenden Pflanzen, Flora, 1877. K. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, II. Teil, 1891, S. 69 u. 201. J. M. Macfarlane, Contributions of the history of Dionaea muscipula Ellis, Contrib. of the Bot. Lab. of the Univ. of Pennsylvania, vol. I, 1892. G. Haberlandt, Sinnesorgane, II. Aufl., S. 133ff.

21) Th. F. Cheeseman, On the Fertilization of the New Zealand Species of Pterostylis, Transact. New Zealand Institute, vol. V, 1873. R. D. Fitzgerald, Australian Orchids, vol. I, Sydney 1882. G. Haberlandt, Sinnesorgane, II. Aufl., S. 85ff. O. H. Sargent, Notes on the Life-History of Pterostylis, Annals of Botany, Bd. XXIII, 1909. G. Haberlandt, Über das Sinnesorgan des Labellums der Pterostylisblüte, Sitzungsberichte der Akad. d. Wissensch. zu Berlin, 1912.

22) J. W. Oliver, On the sensitive Labellum of Masdevallia muscosa, Rchb. f. Annals of Botany, Bd. I, 1888. G. Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich, II. Aufl., S. 81ff.

23) Th. A. Knight, On the direction of the radicule and germen during the vegetation of seeds, Philos. Transactions, London 1806. Vgl. auch Ostwalds Klassiker der exakten Wissenschaften, Nr. 62, Sechs pflanzenphysiologische Abhandlungen von Th. A. Knight, übersetzt von H. Ambronn, Leipzig 1895.

24) Fr. Noll, Über heterogene Induktion, Leipzig 1892, S. 42ff.; Derselbe, Das Sinnesleben der Pflanzen, Berichte über die Senckenbergische naturforschende Gesellsch. in Frankfurt a. M., 1896; Derselbe, Über Geotropismus, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXXIV, 1900. Noll war der erste, der auf die Möglichkeit hingewiesen hat, daß die Perzeption des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen in analoger Weise erfolgen könnte, wie bei den Tieren, nämlich durch otocysten-, bzw. statocystenähnliche Sinnesorgane. Allein er legte diesen hypothetischen Apparat in die ruhende Hautschicht der Protoplasten hinein und hielt es nicht für nötig, daß er sichtbare Dimensionen erreiche. Dagegen haben ich und Němec ungefähr gleichzeitig und unabhängig voneinander die Ansicht begründet, daß die Statocysten Zellen sind, die meist in größerer Anzahl das ganze Sinnesorgan zusammensetzen. Vgl. B. Němec, Über die Art der Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XVIII, 1900; G. Haberlandt, Über die Perzeption des geotropischen Reizes, ebenda, Bd. XVIII, 1900; B. Němec, Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXXVI, 1901; G. Haberlandt, Über die Statolithenfunktion der Stärkekörner, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XX, 1902; B. Němec, Die Perzeption des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen, ebenda, Bd. XX, 1902; G. Haberlandt, Zur Statolithentheorie des Geotropismus, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXXVIII, 1903. Derselbe, Bemerkungen zur Statolithentheorie, ebenda, Bd. XLII, 1905.

25) Fr. Darwin und A. Bateson, On a method of studying geotropism, Annals of Botany, Bd. II, 1888/89. H. Fitting, Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XLI, 1905.

26) Aus der Tatsache, daß eine horizontal gelegte Wurzel, deren Spitze in einer Länge von 0,5—1 mm abgeschnitten wurde, trotz fortdauernden Längenwachstums keine geotropische Krümmung zeigt, hat Ch. Darwin gefolgert, daß die geotropische Empfindlichkeit der Wurzel auf ihre Spitze beschränkt ist. Diese auch noch durch andere Beobachtungen gestützte Annahme ist von verschiedenen Forschern bekämpft, von anderen wieder verteidigt worden. Wiesner hat dekapitierte Wurzeln einer Fliehkraft von 20 g, bzw. 41 g ausgesetzt und gefunden, daß sich dieselben nach einiger Zeit in der Zone stärksten Wachstums »geotropisch« krümmten. Er hat deshalb die Lokalisierung der geotropischen Sensibilität auf die Spitze bestritten. Dagegen ist später Czapek auf Grund seiner »Käppchenversuche« zugunsten der Annahme Darwins eingetreten, doch ist die Beweiskraft seiner Versuche nicht unangefochten geblieben. In neuerer Zeit hat A. Piccard die Frage in der Weise zu lösen versucht, daß er die Fliehkraft auf Spitze und Krümmungszone der um eine horizontale Achse rotierenden Wurzel in entgegengesetzter Weise einwirken ließ. Dies wurde in der Weise erreicht, daß die Wurzel schräg zur rotierenden Achse angebracht wurde und ein zwischen der Spitze und der Wachstumsregion gelegener Punkt zentriert war. Piccard glaubte aus

seinen Versuchsergebnissen folgern zu sollen, daß sowohl die Spitze der Wurzel wie auch ihre Wachstumszone der ganzen Länge nach sensibel seien; von ersterer nimmt er an, daß sie weniger empfindlich ist. Da Piccards Rotationsapparat und die Interpretation seiner Versuchsresultate viel zu wünschen übrig ließen, so habe ich seine Versuche mit einem besser konstruierten Apparate wiederholt und gefunden, daß bei Vicia faba, Phaseolus multiflorus und Lupinus albus sowohl die Wurzelspitze wie die Wachstumszone geotropisch sensibel sind, erstere jedoch in weit höherem Maße, als letztere, so daß auch die Reizleitung aus der Spitze in die Wachstumszone nicht zu bezweifeln ist. In der Hauptsache hat also Ch. Darwin recht behalten. G. Haberlandt, Über die Verteilung der geotropischen Sensibilität in der Wurzel, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XLV, 1908. Vgl. auch die hier zitierte Literatur. L. Jost, Studien über Geotropismus, I. Die Verteilung der geotr. Sensibilität in der Wurzelspitze, Zeitschrift f. Bot., 4. Jahrg., 1917.

27) K. Gaulhofer, Über den Geotropismus der Aroideen-Luftwurzeln, Sitzungsberichte der Akad. der Wiss. in Wien, Bd. CXVI, 1907.

28) G. Tischler, Über das Vorkommen von Statolithen bei wenig oder gar nicht geotropischen Wurzeln, Flora, Bd. XCIV, 1905.

29) G. Haberlandt, Zur Statolithentheorie des Geotropismus, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXXVIII, 1903. H. Schröder, Zur Statolithentheorie des Geotropismus, Beihefte zum Bot. Centralblatt, Bd. XVI, 1903. K. Usslepp, Vorkommen und Bedeutung der Stärkescheide usw., Beihefte z. bot. Centralblatt, Bd. XXVI, 1910.

30) Nach unter meiner Leitung ausgeführten unveröffentlichten Untersuchungen.

31) J. A. Samuels, Über das Vorkommen von Statolithenstärke in geotropischen Blütenteilen, Österr. bot. Zeitschrift, Jahrg. 55, 1905. O. Bannert, Über den Geotropismus einiger Infloreszenzachsen und Blütenstiele, Beitr. z. allg. Bot., Bd. I, 1916.

32) B. Němec, Einiges über den Geotropismus der Wurzeln, Beihefte zum Bot. Centralblatt, Bd. XVII, 1904; Derselbe, Die Wachstumsrichtungen einiger Lebermoose, Flora, Bd. XCVI, 1906.

33) K. Giesenhagen, Über innere Vorgänge bei der geotropischen Krümmung der Wurzeln von Chara, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XIX, 1901. H. Schröder, Zur Statolithentheorie des Geotropismus, Beihefte zum Bot. Centralblatt, Bd. XVI, 1903.

34) G. Haberlandt, Über den Geotropismus von Caulerpa prolifera, Sitzungsberichte der Akad. der Wiss. in Wien, Bd. CXV, 1906.

35) C. J. Rutten-Pekelharing, Untersuchungen über die Perzeption des Schwerkraftreizes, Trav. bot. Néerlandais, Bd. VII, 1910. A. Block, Über Stärkegehalt und Geotropismus der Wurzeln von Lepidium sativum und anderer Pflanzen bei Kultur in Kalialaunlösungen, Beihefte zum Bot. Centralblatt, Bd. XXVIII, I. Abt., 1912.

36) G. Haberlandt, Zur Statolithentheorie des Geotropismus, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXXVIII, 1903; Derselbe, Bemerkungen zur Statolithentheorie, ebenda, Bd. XLII, 1905; Derselbe, Über den Einfluß des Schüttelns auf die Perzeption des geotropischen Reizes, Berichte der deutsch. bot. Gesellschaft, Bd. XXVIa, 1908. Fr. Darwin, The Statolith-theory of Geotropism Proc. of the R. Soc., v. 71, 1903. H. Bach, Über die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen äußeren Faktoren, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XLIV, 1907.

37) Cl. Zollikofer, Untersuchungen zur Statolithentheorie, Beiträge zur allg. Bot., Bd. I, 1918.

38) J. Buder, Untersuchungen zur Statolithenhypothese, Festschrift der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XXVI der Berichte, 1908. Erik Richter, Vorläufige Mitteilung eines Experimentes zur Statolithentheorie, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XXXII, 1914.

39) Fr. Darwin u. D. F. M. Pertz, Notes on the Statolith-theory of Geotropism, Proc. of the R. Soc. of London, v. 73, 1904.

40) Wenn Jost (Bot. Ztg., 1904, S. 279) an den Wurzeln von Ervum lens und Keimblattscheiden von Panicum nach 2—3stündiger Einwirkung einer Zentrifugalkraft von 0,02 bis 0,05 g eine gleichmäßige Verteilung der Statolithenstärke und trotzdem ausgesprochene Krümmungen beobachtete, so spricht das natürlich nicht gegen die Statolithentheorie; bei gleichmäßiger Verteilung der Stärkekörner über alle Wände können nur jene Stärkekörner infolge der Fliehkraftwirkung einen Druck auf die Plasmahäute ausüben, die den äußeren, d. h. der

Peripherie der Drehscheibe zugekehrten Zellwänden angelagert sind. In diesem Sinne erfolgten dann auch in den Versuchen Josts die Reizkrümmungen.

41) Ch. Darwin, Das Bewegungsvermögen der Pflanzen, 1881, S. 383 ff. Wl. Rothert, Über Heliotropismus, Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. VII, 1896.

42) Fr. Kohl, Die Mechanik der Reizkrümmungen, Marburg 1894.

43) G. Haberlandt, Die Perzeption des Lichtreizes durch das Laubblatt, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XXII, 1904; Derselbe, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, Leipzig 1905. H. v. Guttenberg, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter von Adoxa Moschatellina und Cynocrambe prostrata, Berichte der deutschen bot. Gesellschaft, 1905. G. Haberlandt, Über die Verbreitung der Lichtsinnesorgane der Laubblätter, Sitzungsber. der Akademie der Wissensch. in Wien, Bd. CXVII, 1908. A. Sperlich, Die optischen Verhältnisse in der oberseitigen Blattepidermis tropischer Gelenkpflanzen, ebenda, Bd. CXVI, 1907, F. Seefried, Über die Lichtsinnesorgane der Laubblätter einheimischer Schattenpflanzen. ebenda, Bd. CXVI, 1907. H. Wager, The Perception of Light in Plants, Annals of Botany, Bd. XXIII, 1909. G. Haberlandt, H. Wagers Einwände gegen meine Theorie der Lichtperzeption in den Laubblättern, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XLVII, 1910.

44) J. Wiesner, Über die Formen der Anpassung des Laubblattes an die Lichtstärke. Biol. Centralblatt, Bd. XIX, 1899.

45) R. Vöchting, Über die Lichtstellung der Laubblätter, Bot. Ztg., 1888.

46) G. Krabbe, Zur Kenntniss der fixen Lichtlage der Laubblätter, Jahrb. f. wissensch, Bot., Bd. XX, 1889.

47) Daß papillöse Epidermiszellen als Sammellinsen fungieren, habe ich bereits vor 36 Jahren vermutungsweise ausgesprochen (vgl. G. Haberlandt, Die physiologischen Leistungen der Pflanzengewebe, Schenks Handbuch der Botanik, Bd. II, 1882). Ich brachte aber damals diese Funktion mit der besseren Durchleuchtung des Assimilationssystems in Zusammenhang.

48) K. Gaulhofer, Über die anatomische Eignung der Sonnen- und Schattenblätter zur Lichtperzeption, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XXVIa, 1908.

49) K. Gaulhofer, Die Perzeption der Lichtrichtung im Laubblatte mit Hilfe der Randtüpfel, Randspalten und der windschiefen Radialwände, Sitzungsberichte der Akademie der Wissensch. in Wien, Bd. CXVII, 1908.

50) G. Haberlandt, Die Lichtsinnesorgane der Laubblätter, Leipzig 1905, S. 86 ff.; Derselbe, Ein experimenteller Beweis für die Bedeutung der papillösen Laubblattepidermis als Lichtsinnesorgan, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., 1906. H. Kniep, Über die Lichtperzeption der Laubblätter, Biol. Centralbl., Bd. XXVII, 1907. G. Haberlandt, Die Bedeutung der papillösen Laubblattepidermis für die Lichtperzeption, ebenda, 1907. M. Nordhausen, Über die Bedeutung der papillösen Epidermis als Organ für die Lichtperzeption des Laubblattes, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., 1907. L. Gius, Über den Einfluß submerser Kultur auf Heliotropismus und fixe Lichtlage, Sitzungsberichte der Akademie der Wissensch. in Wien, Bd. CXVI, 1907. G. Albrecht, Über die Perzeption der Lichtrichtung in den Laubblättern, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., 1908; Derselbe, Über die Perzeption der Lichtrichtung in den Laubblättern, Inaug.-Dissertation, Berlin 1908. G. Haberlandt, Zur Physiologie der Lichtsinnesorgane der Laubblätter, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XLVI, 1909. M. Nordhausen, Über die Perzeption der Lichtrichtung durch die Blattspreite, Zeitschrift f. Bot., 2. Jahrg., 1910. G. Haberlandt, Blattepidermis und Lichtperzeption, Sitzungsberichte der Akademie der Wissensch. zu Berlin, 1916.

51) Einen eigenartigen Benetzungsversuch hat H. Kniep (Über die Lichtperzeption der Laubblätter, Biol. Centralblatt, 1907) ausgeführt. Er hat die Oberseite der Blattspreiten von Tropaeolum minus, Begonia discolor und heracleifolia nicht mit Wasser benetzt, sondern mit Paraffinöl, dessen Brechungsexponent 1,476 betrug; so wurde auf den Innenwänden der papillösen Epidermiszellen eine inverse Beleuchtung erzielt, das ist ein dunkles Mittelfeld mit einer hellen Randzone; bei senkrechtem Lichteinfall ist ersteres wieder zentral, bei schrägem Lichteinfall exzentrisch gelagert. Die Blattspreite hat also noch immer die Möglichkeit, die Lichtrichtung zu perzipieren und tatsächlich rückten in den Kniepschen Versuchen auch die mit Paraffinöl benetzten Blattspreiten mehr oder minder vollständig in die günstige Lichtlage ein. Diese Versuchsresultate widersprechen demnach nicht meiner Theorie, sie beweisen bloß, daß die Mittelfelder der Plasmahäute der Epidermisinnenwände nicht von vornherein auf hohe

Lichtintensität, die Randpartien auf niedrige Lichtintensität abgestimmt sind, wie ich ursprünglich angenommen habe. Nicht auf die Hell- oder Dunkeladaptation der Plasmahäute kommt es an, sondern lediglich auf die Unterschiedsempfindlichkeit für zentrische und exzentrische Beleuchtung der Epidermisinnenwände, die natürlich eine Unterschiedsempfindlichkeit für Helligkeitsdifferenzen als solche voraussetzt.

52) Betreffs des Augenflecks vgl. das Sammelreferat von A. Zimmermann, Beihefte zum Bot. Centralblatt, 1894, S. 161 ff. Vgl. ferner: Th. W. Engelmann, Über Licht- und Farbenperzeption niedrigster Organismen, Pflügers Archiv f. d. gesamte Physiologie, Bd. XXIX, 1882; E. Strasburger, Über Reduktionsteilung, Spindelbildung, Zentrosomen und Zilienbildner im Pflanzenreich, Jena 1900, S. 193; H. Wager, On the Eye-spot and flagellum in Euglena viridis, Journal of the Linnæan Society, Zoology, vol. XXVII, 1900. R. Francé, Experimentelle Untersuchungen über Reizbewegungen und Lichtsinnesorgane der Algen, Zeitschrift für den Ausbau der Entwickelungslehre, 1908. Joh. Buder, Zur Kenntnis der phototaktischen Richtungsbewegungen, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. LVIII, 1917, S. 210 ff.

Dreizehnter Abschnitt.

Einrichtungen für die Reizleitung.

I. Allgemeines[1]).

Zwischen der Reizaufnahme und der Reizreaktion spielen sich im tierischen wie im pflanzlichen Organismus in der Regel verschiedene Vorgänge ab, die wir in ihrer Gesamtheit als Reizkette bezeichnen. Das Anfangsglied dieser Kette ist die Reizaufnahme, das Endglied die Reizreaktion, das wichtigste Zwischenglied die Reizleitung. Eine solche Reizfortpflanzung wird sich schon in einzelligen Organismen oder in den einzelnen Zellen einer höher entwickelten Pflanze einstellen, wenn sich Reizaufnahme und Reizreaktion in einer und derselben Zelle vollziehen. Denn schon im einzelnen Protoplasten kann nicht ein und dieselbe Einrichtung beiden Zwecken dienen. Ausgesprochener und oft über längere Strecken sich fortpflanzend wird die Reizleitung dann auftreten, wenn die räumliche Trennung zwischen Perzeption und Reaktion, zwischen Sinnesorgan und Bewegungsorgan, eine größere ist. Bei Berberis grenzt das mit Fühlpapillen versehene Sinnesepithel des Staubblattes unmittelbar an das Bewegungsgewebe. Die Reizleitung beschränkt sich hier auf die Fortpflanzung des durch die mechanische Reizung im sensiblen Plasma geschaffenen Erregungszustandes auf das benachbarte Bewegungsgewebe. In den Wurzeln ist die Entfernung zwischen dem Statolithenorgan der Haube und der geotropisch krümmungsfähigen Zone schon größer. Noch weitere Strecken legt die Reizfortpflanzung in den Blättern und Zweigen von Mimosa pudica zurück, wo unter Umständen sämtliche Blätter eines Sprosses oder selbst der ganzen Pflanze in ihren Bereich fallen können. Die drei Beispiele genügen, um die Verschiedenheiten in der Weglänge bei der Fortleitung äußerer Reize zu veranschaulichen.

Für die Beurteilung der Notwendigkeit besonderer histologischer Einrichtungen für die Reizleitung ist auch die Schnelligkeit maßgebend, mit welcher die Fortpflanzung äußerer Reize erfolgt. Im allgemeinen ist sie bei den Pflanzen viel geringer als bei den Tieren. Heliotropische und geotropische Reize legen nach Czapek, Rothert u. a. in 5 Minuten nur einen Weg von 1—2 mm zurück[2]). Bedeutend schneller pflanzen sich Wundreize fort; von Kretzschmar[3]) wurde gefunden, daß nach Durchschneidung von Blättern und Stengeln verschiedener Wasserpflanzen (Vallisneria, Elodea, Hydrocharis) der Wundreiz

sich unter günstigen Umständen mit einer Schnelligkeit von 1—2 cm in der Minute basalwärts fortpflanzte und die Reizreaktion — Plasmaströmung — auslöste. Viel rascher pflanzt sich der Wundreiz, wie Fitting[4]) gezeigt hat, in den abgeschnittenen Ranken verschiedener Pflanzen fort und führt zur Einrollung der Rankenspitze; für Passiflora coerulea berechnete Fitting die Reizleitungsgeschwindigkeit zu 10—20 mm in der Sekunde. Bei Mimosa pudica beträgt sie nach Dutrochet, Bert und nach meinen Beobachtungen im primären Blattstiel bis zu 15 mm in der Sekunde, im Stengel ist sie meist etwas geringer; nach Linsbauer ist sie aber viel größer: 30—100 mm in der Sekunde und darüber. — Im tierischen Nervensystem geht die Reizleitung bekanntlich ungleich rascher vor sich; die Schnelligkeit beträgt über 30 m in der Sekunde. Doch kommen im Tierreich auch langsamere Reizfortpflanzungen vor; in der Herzmuskulatur, wo die Reizleitung nach Th. W. Engelmann ohne Vermittelung von Nervenfasern erfolgt, beträgt ihre Geschwindigkeit bloß 6,4—177 mm in einer Sekunde. Jedenfalls ist anzunehmen, daß die verschiedenen Schnelligkeiten, mit denen die Reizfortpflanzung vor sich geht, den jeweiligen Bedürfnissen vollkommen genügen, die durch Auslösung der Reizreaktionen befriedigt werden sollen.

Endlich ist für die Frage nach dem Vorhandensein besonderer Einrichtungen für die Reizleitung im Pflanzenreich auch noch die Art und Weise von Bedeutung, wie die Reizfortpflanzung vor sich geht.

Im einfachsten Falle kann eine Reizfortpflanzung von Zelle zu Zelle, und zwar die Fortleitung eines Stoßreizes schon auf grobmechanische Weise zustande kommen, ohne daß dabei besondere Leitungseinrichtungen in Anspruch genommen würden. Wenn in der reizbaren unteren Gelenkhälfte von Mimosa pudica bloß eine einzige Zelle oder Zellgruppe gereizt wird, so übt diese infolge der Reizkontraktion auf die benachbarten Zellen eine Zerrung aus, die nun gleichfalls gereizt werden, und so kann sich der Reiz, wie schon Pfeffer bemerkt hat, auf alle sensitiven Zellen des Gelenkes fortpflanzen.

Auf gleichfalls rein mechanischem Weg erfolgt die Reizfortpflanzung, wenn durch einen entsprechenden Reiz (einen Stoß- oder Wundreiz) in einem besonderen Röhrensystem hydrostatische Druckdifferenzen hervorgerufen werden, deren Ausgleichung die Reizfortpflanzung vermittelt. Auf diese Weise findet, wie wir später ausführlicher hören werden, bei Mimosa pudica die Reizleitung durch die Blattspreiten, Blattstiele und Stengelteile von einem Gelenk zum anderen statt.

Auch durch diosmotische Ausbreitung bestimmter Stoffe, die von der gereizten Stelle aus von Zelle zu Zelle wandern, kann eine Reizfortleitung vermittelt werden. Wenn wir aber von den sog. formativen Reizen und Reizreaktionen absehen, die in diesem Buche nicht behandelt werden, und nur die Bewegungsreize im Auge behalten, so ist noch kein Fall sicher bekannt, in welchem durch einen mechanischen, chemischen, geotropischen oder heliotropischen Reiz die Bildung bestimmter Reizstoffe ausgelöst würde, deren Ausbreitung dann die Reizfortpflanzung vermittelte.

Am häufigsten dürfte die Reizfortpflanzung auf der Ausbreitung noch rätselhafter Erregungs- bzw. Bewegungszustände beruhen oder, allgemeiner gesagt, auf der Ausbreitung irgendeines physikalischen oder chemischen Vor-

ganges, der sich in den lebenden Protoplasten und ihren Fortsätzen abspielt[5]). Im tierischen Organismus ist für diese Art von Reizfortpflanzung bekanntlich ein eigenes Gewebesystem, das Nervensystem, ausgebildet. Bei den Pflanzen ist die physiologische Arbeitsteilung nicht so weit vorgeschritten, ein besonderes, dem tierischen Nervensystem analoges Reizleitungssystem existiert hier augenscheinlich nicht. Das Vermögen der Reizleitung kommt im pflanzlichen Organismus allen lebenden Geweben zu, sofern nur die einzelnen Protoplasten nicht vollständig durch Zellmembranen voneinander getrennt sind, sondern durch Plasmaverbindungen (Plasmodesmen) untereinander zusammenhängen. Diese letzteren stellen also wohl zweifellos die Reizleitungsbahnen von Zelle zu Zelle vor, ihr oft angeführter Vergleich mit den tierischen Nervenbahnen ist wohlberechtigt.

II. Einrichtungen für die plasmatische Reizleitung.

Die im lebenden Protoplasma sich abspielende Art der Reizfortpflanzung, wie sie soeben gekennzeichnet wurde, kann gegenüber der rein mechanischen oder osmotischen Reizfortpflanzung ganz kurz als plasmatische Reizleitung bezeichnet werden. Wenn sie sich nicht im Bereich eines einzigen Protoplasten abspielt, sondern, wie dies bei höheren Pflanzen fast immer der Fall ist, über ganze Zellenzüge erstreckt, so setzt sich jede Reizleitungsbahn aus zweierlei, miteinander abwechselnden Abschnitten zusammen. Die eine Gruppe besteht aus jenen Bahnabschnitten, die von den im Zellumen befindlichen Plasmakörpern repräsentiert werden; in ihnen vollzieht sich die »intrazelluläre« Reizleitung. Die zweite Gruppe besteht aus den fadenförmigen Plasmaverbindungen zwischen den einzelnen Protoplasten; sie stellen die Bahnen für die »interzelluläre« Reizleitung dar. —

Die Differenzierung der Reizleitungsbahnen des tierischen Organismus in sensible und motorische Nervenfasern ist an die Gegenwart eines Zentralorgans, eines »Reflexzentrums«, geknüpft, das im pflanzlichen Organismus fehlt. Wenigstens ist ein solches bisher nicht aufgefunden worden. Dementsprechend lassen sich im Pflanzenkörper auch nicht sensible und motorische Reizleitungsbahnen unterscheiden, obgleich ja irgendwo im Verlaufe der ganzen Leitungsbahn die Umsetzung des durch den Reiz geschaffenen Erregungszustandes in einen Bewegungsimpuls stattfinden muß.

A. Die interzelluläre Reizleitung.

Die von Ed. Tangl entdeckten Plasmaverbindungen[6]) oder »Plasmodesmen«, wie sie Strasburger nennt, sind meist ungemein zarte Plasmafäden, welche, die Zellmembranen quer durchziehend, die Protoplasten benachbarter Zellen miteinander in unmittelbare Verbindung setzen (vgl. S. 37). Gewöhnlich durchqueren sie in größerer Anzahl die Schließhäute der Tüpfel (Fig. 269 *A*); Kuhla zählte oft mehr als 20 Plasmodesmen in einer Tüpfelschließhaut des Rindenparenchyms von Viscum album. Seltener durchsetzen einzelne Plasmafäden die ungetüpfelten, mehr oder minder verdickten Wandpartien (Fig. 269 *B*). Eine

scharfe Grenze zwischen diesen beiden Arten des Auftretens ist übrigens nicht vorhanden; zuweilen enthält ein und dieselbe Zellwand sowohl vereinzelte wie zu Gruppen vereinigte Plasmodesmen.

Höchstwahrscheinlich bestehen die Plasmaverbindungen bloß aus jenem Hyaloplasma, das auch die Hautschicht (die äußere Plasmahaut) des Protoplasten bildet; oder mit anderen Worten, die Plasmodesmen sind nichts anderes, als fadenförmige Fortsätze der Hautschicht. Schon Noll hat dies angenommen, und Strasburger hat es näher zu begründen versucht. Er weist darauf hin, daß die dünnen Plasmaverbindungen die Dicke der Hautschicht, soweit diese feststellbar ist, nicht überschreiten, daß die Hautschicht direkt in die Plasmodesmen übergeht, und daß letztere auch in ihrem stofflichen Verhalten mit der Hautschicht übereinstimmen.

In entwickelungsgeschichtlicher Hinsicht sind die Plasmaverbindungen, wie Strasburger nachwies, nicht etwa erhalten gebliebene Verbindungsfäden der Kernspindel, sondern sekundäre Bildungen. Sie werden in die neugebildete Zellwand erst nachträglich eingeschaltet, allerdings schon sehr früh, schon vor Beginn ihrer sekundären Verdickung.

Die Mehrzahl der Forscher neigt gegenwärtig zu der Annahme, daß die Schließhäute aller Tüpfel, die zwischen den lebenden Zellen des Pflanzenkörpers ausgebildet sind, von Plasmodesmen durchsetzt werden, ja daß sogar alle lebenden Zellen durch die Plasmaverbindungen zu einer plasmatischen Einheit, einem Symplasten vereinigt sind. Einen Beweis für diese Annahme hat aber bei höher entwickelten Pflanzen nur Kuhla, und zwar für Viscum album, zu erbringen versucht. Es erscheint deshalb nicht überflüssig, speziell darauf hinzuweisen, daß in allen bisher untersuchten Fällen die Perzeptionsorgane für äußere Reize mit dem entsprechenden Bewegungsgewebe, bzw. der Reaktionszone durch Plasmodesmen in Verbindung stehen. So hat sie Pfeffer[7]) im Parenchym der Ranken nachgewiesen, in denen sich von der Kontaktstelle aus der Reiz bis auf eine allerdings nur mäßige Entfernung ausdehnt; auch in den die epidermalen Sinneszellen von dem angrenzenden Parenchym trennenden Zellwänden kommen Plasmodesmen vor. In den Filamenten von Berberis vulgaris[8]) habe ich an den stark verdickten Innenwänden der Sinneszellen ziemlich zahlreiche seichte, oft kaum angedeutete Tüpfel beobachtet, deren dicke Schließhäute von Plasmaverbindungen durchsetzt werden (Fig. 240 *A*); jede Sinneszelle überträgt so die durch den Reiz bewirkte Erregung direkt auf das angrenzende Bewegungsgewebe; auch die tüpfelreichen Wände des Bewegungsgewebes weisen Plasmodesmen auf. Bei Aldrovandia vesiculosa[9]) besitzen die unteren Querwände der reizperzipierenden Gelenkzellen der Fühlhaare keine Tüpfel; sie verdünnen

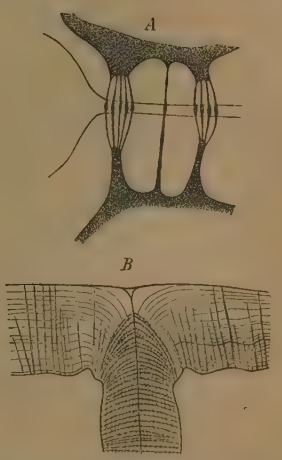


Fig. 269. *A* Plasmaverbindungen zwischen zwei Blattparenchymzellen von Viscum album. (Nach Kienitz-Gerloff.) *B* bogig verlaufende Plasmaverbindungen in einer Seitenwand der Kleberschicht von Zea Mais, nach Behandlung mit Jod und verdünnter Schwefelsäure.

sich bloß von der verdickten Randpartie aus gegen die Mitte des Gelenkes zu in ziemlich auffälliger Weise. In dieser dünnen Wandpartie konnte ich nach geeigneter Behandlung einige wenige Plasmafäden, meist nur zwei bis drei, nicht selten auch nur einen, wahrnehmen. Wenn das Gelenk vierzellig ist, so stellen also 4—12 Plasmodesmen die Verbindung mit den angrenzenden Protoplasten her. In den Fühlborsten und im Mesophyll von Dionaea muscipula haben Macfarlane und Gardiner die Plasmaverbindungen nachgewiesen. Letzterer hat sie auch in der unteren reizbaren Hälfte der primären Gelenkpolster von Mimosa pudica beobachtet, doch kommen sie auch in der oberen nicht reizbaren Gelenkhälfte, und zwar anscheinend ebenso reichlich, vor. In der geotropische, hydrotropische und vielleicht auch heliotropische Reize leitenden Wurzelspitze haben Czapek und A. W. Hill[10]) auffallend zahlreiche Plasmodesmen festgestellt; auch die Art ihrer Verteilung spricht hier deutlich für ihre reizleitende Funktion.

Die experimentelle Beweisführung, daß die Plasmaverbindungen als Bahnen der Reizleitung dienen, ist begreiflicherweise mit den größten Schwierigkeiten verknüpft. Von Townsend[11]) wurde gezeigt, daß der Kern einer Haar- oder Moosprotonemazelle eine vollkommen isolierte, kernlose Plasmamasse der Nachbarzelle zur Membranbildung anzuregen vermag, wenn nur die beiderseitigen Plasmamassen noch durch Plasmodesmen miteinander zusammenhängen. Handelt es sich hierbei auch nicht um Fortpflanzung eines äußeren Reizes, so ist doch anzunehmen, daß die Art und Weise, wie die Impulse des Zellkernes und überhaupt »innere Reize« von Zelle zu Zelle geleitet werden, von der Leitung äußerer Reize prinzipiell nicht verschieden ist. — Von der Tatsache ausgehend, daß bei Plasmolyse die meisten Plasmaverbindungen eingezogen werden, zum Teil auch abreißen, und daß nach aufgehobener Plasmolyse keine Regeneration derselben erfolgt, hat Strasburger Wurzeln und Stengel mittels entsprechender Salzlösungen vollständig plasmolysiert und dann nach sorgfältigem Auswaschen und Wiederherstellung der Turgeszenz auf ihre geotropische Krümmungsfähigkeit geprüft. Es stellte sich heraus, daß solche Pflanzenteile nicht mehr imstande waren, sich geotropisch zu krümmen. Das kann nun darauf beruhen, daß die Plasmaverbindungen zerstört, die Reizleitungsbahnen mithin unterbrochen waren. Ebensogut kann aber durch die vorausgegangene Plasmolyse die Fähigkeit zur Reizperzeption oder zur Reizkrümmung verloren gegangen oder irgendein anderes Glied der ganzen Reizkette ausgefallen sein. Eine Beweiskraft kommt also diesen Versuchen, wie übrigens Strasburger selbst angibt, nicht zu.

Die in Rede stehenden Reizleitungsbahnen dienen voraussichtlich nicht bloß der Übertragung äußerer Reize, bzw. der von diesen veranlaßten Erregungszustände. Sie stellen wahrscheinlich auch die Bahnen vor, auf denen sich innere Reize fortpflanzen, wie sie bei der gegenseitigen Beeinflussung der verschiedenen Gewebe und Organe des Pflanzenkörpers zur Geltung kommen. Daß der Einfluß des Zellkerns auf die Bildung der Zellhaut durch Plasmaverbindungen von einer Zelle zur anderen übermittelt werden kann, ist schon oben erwähnt worden.

Ob ein und derselbe Plasmafaden verschiedene Arten von Reizen fortzuleiten vermag, oder ob in dieser Hinsicht zwischen den zahlreichen Plasma-

fäden, welche benachbarte Protoplasten verbinden, eine Arbeitsteilung Platz greift, läßt sich begreiflicherweise nicht entscheiden. Dagegen ist eine andere Frage der experimentellen Behandlung zugänglich, die Frage nämlich, ob nicht etwa die Plasmodesmen verschiedener Gewebearten zur Leitung verschiedener Reize dienen. —

Die Funktion der Plasmaverbindungen als Einrichtungen für die Reizleitung schließt nicht aus, daß sie in bestimmten Fällen auch der Stoffleitung dienen oder sogar ausschließlich für diese bestimmt sind. In den als Speichergewebe fungierenden Endospermen, wo die Plasmaverbindungen zuerst beobachtet worden und oft so schön entwickelt sind, mag ihre Funktion vor allem unter diesen Gesichtspunkt fallen. Namentlich wird an die Fortleitung der Verdauungsenzyme von Zelle zu Zelle zu denken sein.

B. Die intrazelluläre Reizleitung.

Wenn man die Plasmaverbindungen als »interzelluläre« Reizleitungsbahnen auffaßt, so ist jetzt noch die Reizleitung im Zellumen selbst, im eigentlichen Plasmaleibe, d. i. also die »intrazelluläre« Reizleitung, ins Auge zu fassen. Es sind da betreffs der Reizleitungsbahnen von vornherein mehrere Möglichkeiten gegeben. Es kann der gesamte Plasmakörper der Zelle als Reizleiter fungieren, oder es ist bloß die Hautschicht des Protoplasten mit dieser Funktion betraut, oder es könnten endlich besondere fibrilläre Strukturen als spezifische Reizleitungsbahnen ausgebildet sein. Diese letztere Möglichkeit ist von Němec[12]) sehr eingehend diskutiert worden. Im tierischen Nervensystem sind von Max Schulze, Apáthy, Bethe u. a. feine Fibrillen nachgewiesen worden, die eine ununterbrochene Kontinuität aufweisen und deshalb, sowie auch aus anderen Gründen, von den letztgenannten Forschern als die eigentlichen und ausschließlichen Leitungsbahnen im Nervensystem betrachtet werden. An diese Beobachtungen und Folgerungen hat Němec angeknüpft, als er in den Wurzelspitzen verschiedener Pflanzen (Allium Cepa, Hyacinthus orientalis, Iris germanica, Cucurbita, Pisum, Aspidium u. a.), und zwar hauptsächlich in den später zu Gefäßen werdenden Zellreihen des Pleroms sehr auffallende fibrilläre Strukturen aufgefunden hatte. Die betreffenden Zellen werden ihrer Länge nach von einem oder mehreren Plasmasträngen durchzogen, die an den Querwänden miteinander korrespondieren. An entsprechend fixierten und gefärbten Mikrotomschnitten, zuweilen auch schon im lebenden Zustand (Allium Cepa), läßt sich eine fibrilläre Struktur dieser Plasmastränge beobachten. Die Fibrillen durchziehen, ein Netzwerk bildend, die Zelle von einer Querwand zur anderen, ohne jedoch in Plasmaverbindungen überzugehen. Die Querwände werden von ihnen nicht durchbrochen, die Kontinuität der Fibrillen von Zelle zu Zelle ist nicht vorhanden. Schon dieser Umstand spricht gegen die Annahme von Němec, daß die in Rede stehenden Plasmafibrillen den Neurofibrillen des tierischen Organismus analog seien und spezifische Reizleitungsbahnen vorstellen. Von mir wurde später gezeigt, daß in den fibrillären Plasmasträngen der großen Pleromzellen Strömungen auftreten, und daß die längsfibrilläre Struktur jener Stränge in morphologischer und physiologischer Hinsicht dasselbe Phänomen darstellt, wie der schon von früheren Forschern beobachtete längsfaserige Aufbau strömenden

Plasmas überhaupt. Es handelt sich um langgestreckte Plasmafasern oder Plasmalamellen, die durch lange spaltenförmige Vakuolen voneinander getrennt werden.

Wenn für die intrazelluläre Reizleitung in den Protoplasten besondere Plasmafibrillen ausgebildet wären, so müßten sie vor allem in solchen Pflanzenteilen vorhanden sein, in denen sich verhältnismäßig sehr rasche Reizleitungsvorgänge abspielen. Sie müßten von den Sinnesorganen, den Fühltüpfeln und Fühlpapillen der Ranken und Staubblätter, von den Fühlhaaren und Fühlborsten von Centaurea, Aldrovandia und Dionaea, bis in das Bewegungsgewebe hinein sich verfolgen lassen. Meine hierüber angestellten Untersuchungen haben jedoch in allen Fällen ein negatives Resultat ergeben.

Die intrazelluläre Reizleitung findet also entweder im gesamten Plasmaleibe, oder, was wahrscheinlicher ist, in bevorzugtem Maß in der Hautschicht des Protoplasten statt, deren Fortsätze, die Plasmodesmen, als interzelluläre Bahnen dienen. Damit ist nicht ausgeschlossen, daß auch das Zellumen durchziehende Plasmastränge der Reizleitung dienen können. Ganz sicher ist dies z. B. der Fall, wenn der Zellkern im Inneren der Zelle an Plasmasträngen suspendiert ist, wenn also die von ihm ausgehenden Impulse nur durch die plasmatischen Aufhängefäden bis zur Zellwand gelangen können. Es ist sonach auch nicht ausgeschlossen, daß in den von Němec beobachteten fibrillären Plasmasträngen der Wurzelspitzen Reizleitung stattfindet, nur wird man in jenen Strukturen keine speziellen Anpassungen an die Reizleitung erblicken dürfen.

Schließlich ist noch die Frage aufzuwerfen, inwiefern zwischen der Schnelligkeit der Reizleitung und der Gestalt der leitenden Zellen eine Beziehung herrscht. Wenn sich der Reiz in der Hautschicht der Protoplasten und überhaupt im plasmatischen Wandbeleg fortpflanzt, so bedeutet die Streckung der Zellen in der Leitungsrichtung natürlich eine Abkürzung des Weges und mithin eine die Schnelligkeit der Reizleitung begünstigende Einrichtung. Denn mit der Verminderung der Zahl der Querwände, die von den Plasmodesmen durchsetzt werden, verringert sich die einen Zeitverlust bedingende Querleitung des Reizes, die an den Zellenden stattfindet. Noch vorteilhafter wird es natürlich sein, wenn die Querwände schräg gestellt, die Zellen prosenchymatisch sind. Dementsprechend wird man in den Gefäßbündeln eine raschere Reizleitung erwarten dürfen, als in kurzzelligen Parenchymgeweben. Tatsächlich hat schon Frank an den Blättern von Elodea canadensis beobachtet, daß die durch den Wundreiz veranlaßten Umlagerungen der Chlorophyllkörner in der Umgebung der Mittelrippe früher eintreten, als in den übrigen Blattpartien. Auch Kretzschmar hat bei verschiedenen Wasserpflanzen eine schnellere Reizfortpflanzung in den Gefäßbündeln festgestellt. In einem 4 cm unterhalb der Spitze durchschnittenen Blatte von Vallisneria hatte sich der die Plasmaströmung auslösende Wundreiz in der Mittelrippe nach 10 Minuten, in den beiden seitlichen Rippen nach 12 Minuten bis zur Blattspitze fortgepflanzt; erst nach 26 Minuten zeigten sämtliche Mesophyllzellen Plasmaströmung, und zwar verbreitete sich hauptsächlich von den Rippen aus der Reiz aufs Mesophyll. In Wurzelspitzen von Allium Cepa hat Němec eine raschere Fortpflanzung des Wundreizes, der zu Plasmaumlagerungen führt (vgl. S. 20), in den inneren Periblemzellen und im Plerom beobachtet. Es erscheint sonach begreiflich, daß in jenen Fällen, in denen aus biologischen Gründen eine möglichst rasche Reizfortpflanzung angestrebt wird, die Gefäß-

bündel zu dieser Funktion herangezogen werden. So pflanzt sich nach Batalin[13]) bei Dionaea muscipula der Reiz von den Fühlborsten gegen die Mittelrippe des Blattes zu hauptsächlich in den Gefäßbündeln fort. Bei Biophytum sensitivum werden nach meinen Beobachtungen[14]) Stoß- und Wundreize höchstwahrscheinlich gleichfalls in den Gefäßbündeln der Fiederblättchen und der Blattspindel fortgeleitet. Sofern es sich bei solcher Reizfortpflanzung in den Gefäßbündeln um Plasmakörper und Plasmaverbindungen als Leitungsbahnen handelt, kommen hierfür die Leptomparenchym- und Cambiformzellen, vielleicht auch die Plasmabelege der Siebröhren, sowie die Holzparenchymzellen in Betracht; in den Blättern könnten natürlich auch die Leitparenchymscheiden bevorzugte Reizleitungsbahnen sein.

Die raschere Reizfortpflanzung in den Gefäßbündeln kann übrigens, abgesehen von der Längsstreckung der Zellen, auch noch darauf beruhen, daß ihre plasmatischen Leitungsbahnen zufolge ihrer molekularen oder micellaren Struktur zur Reizleitung besser geeignet sind, als jene des Grundparenchyms.

Wo es sich um Reizleitungen handelt, die verhältnismäßig nicht sehr rasch zu erfolgen brauchen, wird auch das Leitungsvermögen des Grundparenchyms genügen. So wird nach Rothert[15]) in der Keimblattscheide von Avena sativa der heliotropische Reiz auch nach Durchschneidung der beiden Gefäßbündel von der Blattspitze bis zur Krümmungszone mit genügender Intensität und Schnelligkeit fortgeleitet. Wenn andererseits F. W. Oliver[16]) gefunden hat, daß bei den Narben von Mimulus- und Martyniaarten auch die verhältnismäßig sehr rasche Übertragung eines Berührungsreizes von einem Narbenlappen zum anderen nicht in den Gefäßbündeln, sondern im Parenchym erfolgt, so ist dies nur eine scheinbare Ausnahme von der Regel. Denn dieses aus langgestreckten Zellen bestehende »Parenchym« ist eben das Bewegungsgewebe; in den rasche Reizbewegungen ausführenden Bewegungsgeweben muß aber die Reizleitung schon infolge spezifischer Plasmastrukturen, die allerdings mikroskopisch nicht nachweisbar sind, eine entsprechend rasche sein.

III. Das Reizleitungssystem von Mimosa pudica.

Es ist bisher im Pflanzenreiche bloß ein Fall bekannt geworden, in welchem die Reizfortpflanzung einem eigens hierzu bestimmten Gewebesystem übertragen wird. Es ist dies das reizleitende Gewebesystem von Mimosa pudica, welches von mir entdeckt und in anatomisch-physiologischer Hinsicht eingehend untersucht worden ist[17]). Doch muß schon hier betont werden, daß es sich dabei nicht um ein dem tierischen Nervensystem analoges Reizleitungsgewebe handelt, sondern um eine Einrichtung, die eine rein mechanische Reizfortpflanzung vermittelt.

Wenn man eines der Fiederblättchen einer genügend reizbaren Pflanze durch einen Stoß reizt, so vollzieht zunächst dieses, fast gleichzeitig aber auch das ihm opponierte Fiederblättchen die Reizbewegung; paarweise legen sich dann auch die übrigen Blättchen des betreffenden Fiederstrahles zusammen. Nach einem stärkeren lokalen Reize, wie er durch Einschneiden eines Blättchens bewirkt wird, pflanzt sich dieser noch weiter fort, indem zunächst gewöhn-

lich das Bewegungsgelenk des primären Blattstieles die Reizbewegung vollzieht, worauf sich die Blättchen der übrigen Fiederstrahlen in basifugaler Richtung paarweise zusammenlegen. Ist die Pflanze sehr reizbar, so vollziehen gewöhnlich auch die Gelenkpolster der sekundären Blattstiele die Reizbewegung. Überdies pflanzt sich der Reiz durch den Stengel auch auf die nächstbenachbarten Blätter fort. Nach einem sehr starken Reize, wie er durch Abbrühen oder Versengen eines Teiles des Blattes erzielt wird, kann sich die Reizfortpflanzung sogar über sämtliche Sprosse einer kleineren Pflanze ausdehnen.

Schon Dutrochet hat den experimentellen Nachweis geliefert, daß die Reizfortpflanzung im Stengel der Sinnpflanze weder im Parenchym der Rinde,

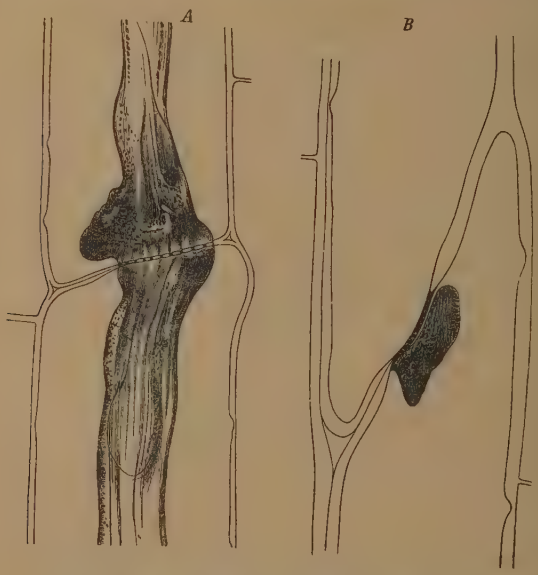


Fig. 270. Enden von Reizleitungszellen im Blattstiel von Mimosa pudica. *A* die kontrahierten Protoplasten haften der feinporösen Schließhaut des großen Tüpfels der Querwand an. *B* Zellenden mit schräger Scheidewand; der Schließhaut haftet auf einer Seite ein Plasmarest an. Nach Behandlung mit verdünnter Schwefelsäure und Tinktion mit Pikrin-Anilinblau.

noch im Mark vor sich geht, sondern daß allein das Fibrovasalsystem (nach Dutrochet der Holzkörper) befähigt ist, den Reiz fortzuleiten. Er sprach auch bereits die Vermutung aus, daß die Reizfortpflanzung auf der Bewegung der in den leitenden Elementen enthaltenen Flüssigkeit beruhe. Tatsächlich schießt bei hinreichend tiefem Einschneiden in den Stengel aus der Wunde ein Flüssigkeitstropfen hervor, worauf die benachbarten Blätter die Reizbewegung vollziehen. Mit Recht wurde der Austritt dieses Tropfens, den Sachs, Pfeffer u. a. für einen aus dem Holzkörper stammenden Wassertropfen hielten, mit der Reizfortpflanzung in ursächliche Beziehung gebracht.

Um die Beteiligung lebender Protoplasten (und ihrer Verbindungen) bei der Reizleitung mit Sicherheit ausschließen zu können, hat Pfeffer das mittlere

Stück eines sekundären Blattstieles chloroformiert oder ätherisiert und dabei gefunden, daß sich ein Wundreiz stets, ein Stoßreiz wenigstens hin und wieder auch über die unempfindlich gemachte Zone des Blattstieles fortpflanzt. Später wurde von mir gezeigt, daß sich ein Wundreiz sogar über durch Abbrühen getötete Blattstielzonen fortzupflanzen vermag. Daraus ging also hervor, daß bei Mimosa pudica die Reizfortpflanzung nicht durch ein System zusammenhängender Protoplasten vermittelt wird, sondern auf einer Störung des hydrostatischen Gleichgewichtes in den reizleitenden Elementen beruht, die sich auch über chloroformierte oder getötete Blattstielzonen fortpflanzt. Denn für die Annahme, daß die Reizleitung in der intakten Pflanze auf total andere Weise erfolge, als in der partiell abgebrühten oder chloroformierten, liegt kein zwingender Grund vor, wenn sie auch nicht völlig auszuschließen ist.

Die reizleitenden Elemente sind nicht im Holzkörper, bzw. in den Hadromteilen der primären Gefäßbündel zu suchen, wie Dutrochet, Sachs, Pfeffer u. a. meinten, sie treten vielmehr in Gestalt von langen, schlauchartigen Zellen, die Längsreihen bilden, in den Leptomteilen der Gefäßbündel auf. Ihre Länge beträgt im primären Blattstiel und im Stengel 0,6—1,2 mm, ihre Breite durchschnittlich 0,018 mm. Die Zellwände sind ziemlich dünn, weich, farblos und werden von Chlorzinkjod dunkelviolett gefärbt. Die Längswände sind häufig getüpfelt, die Querwände schräg oder senkrecht gestellt. Jede Querwand besitzt in der Mitte oder exzentrisch gelagert einen einzigen sehr großen Tüpfel von rundlichem Umriß, dessen Schließhaut feinporös und von Plasmafäden durchzogen ist (Fig. 270). Der Zellinhalt besteht aus einem dünnen plasmatischen Wandbeleg mit einem sehr großen, rundlichen oder etwas gestreckten Zellkern, sowie aus Zellsaft von interessanter Zusammensetzung. Neben einer gummiartigen oder schleimigen Substanz enthält er auch reichlich einen Körper gelöst, welcher mit Eisenchlorid eine intensiv rotviolette, mit Eisensulfat eine rostrote Färbung gibt. Ich habe diese Substanz ihren Reaktionen zufolge als ein Glykosid angesprochen, nach Molisch hat man es in ihr höchstwahrscheinlich mit einem Körper der aromatischen Reihe, vielleicht mit einem Phenol zu tun. Außerdem sind im Zellsaft noch Körnchen einer harzartigen Substanz suspendiert.

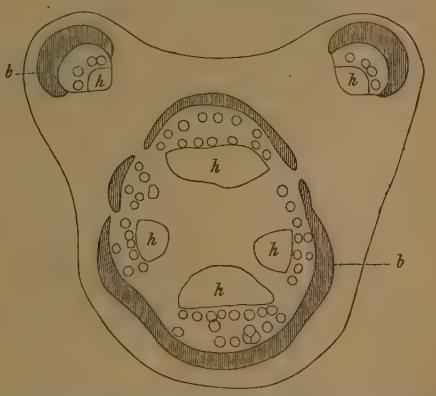


Fig. 271. Querschnitt durch einen primären Blattstiel von Mimosa pudica (halbschematisch). *b* Bastsicheln, *h* Hadromteile der Gefäßbündel; die kleinen Kreise entsprechen den Reizleitungszellen.

Mit den Gefäßbündeln, und zwar ausschließlich im Leptom dieser, durchziehen die reizleitenden Zellenzüge, ein kontinuierliches Röhrensystem bildend, die Stengel, die primären und sekundären Blattstiele (Fig. 271), sowie die

Spreiten der Fiederblättchen; sie treten demnach auch in den reizbaren Gelenkpolstern der Blattstiele und Fiederblättchen auf, wo sie durch weiches, mit zahlreichen Tüpfeln versehenes Kollenchym von den Zellen der reizbaren Gelenkhälfte getrennt sind. In dem oberseitigen Kantenbündel der sekundären Blattstiele bilden die Reizleitungszellen zwischen den beiden Gelenken der Fiederblattpaare kurzzellige Knotenpunkte, in denen die Fortpflanzung des Reizes nicht nur in der Längsrichtung des Blattstieles, sondern auch in der Querrichtung, von einem Blättchen des Paares zum anderen, möglich ist. — Was das Wurzelsystem anlangt, so kommen Reizleitungszellen nur im radialen Gefäßbündel der Hauptwurzel vor; den Nebenwurzeln fehlen sie.

Daß die Reizfortpflanzung tatsächlich in diesem stark turgeszierenden Röhrensystem, und zwar auf hydrodynamischem Wege zustande kommt, geht daraus hervor, daß, wenn beim Einschneiden in den Stengel oder den Blattstiel die besprochenen Zellenzüge geöffnet werden, aus ihnen sofort der Zellsaft in Form eines klaren Tropfens hervorschießt, worauf dann die Reizbewegung der benachbarten Gelenkpolster eintritt. Wie sich aus den mikrochemischen Reaktionen, vor allem der Violettfärbung mit Eisenchlorid ergibt, stammt also dieser Tropfen nicht aus dem »Holzkörper« der zur Erzielung der Reizfortpflanzung gar nicht angeschnitten zu werden braucht; er ist kein »Wassertropfen«, sondern ausgetretener Zellsaft der reizleitenden Zellenzüge. Aus der Größe dieses Tropfens folgt zugleich, daß der Zellsaft mit Leichtigkeit durch die Poren der großen Schließhäute an den Querwänden der Reizleitungszellen hindurchfiltriert. Die von diesen gebildeten Zellenzüge verhalten sich demnach wie ein System miteinander kommunizierender, fusionierter Elementarorgane, in denen hydrostatische Druckschwankungen, bzw. Turgorschwankungen sich mit Leichtigkeit auf größere Entfernungen hin fortpflanzen können.

Die Reizleitung geht nun meines Erachtens in diesem Röhrensystem auf folgende Weise vor sich. Wenn nach einem Stoßreiz das Gelenkpolster eines Fiederblättchens sich aufwärts krümmt, so wird durch die mit der Volum- und Gestaltveränderung der erschlafften Gelenkhälfte, sowie mit der Krümmung verbundenen Pressungen auf die stark turgeszierenden Reizleitungszellen ein Druck ausgeübt; die dadurch bewirkte lokale Drucksteigerung pflanzt sich dank der Elastizität der gespannten Röhrenwände, nach Art einer »Pulswelle« im arteriellen System des Tierkörpers, wellenartig fort. Die derart entstehende »Bergwelle« (Spannungswelle) gibt im nächsten Gelenkpolster den Stoßreiz ab, der die Reizbewegung auslöst. Da die Druckschwankung, die zur Entstehung der Welle führt, verhältnismäßig nur ziemlich gering sein kann, so findet zwar eine Reizfortpflanzung von einem Blättchenpaare zum anderen statt, doch pflanzt sich der Reiz nicht in genügender Stärke bis in das wenig sensible Gelenk des sekundären Blattstieles, und ebensowenig in das des primären Blattstieles fort.

Nach einem Wundreize, z. B. durch Entzweischneiden eines Fiederblättchens, wird der Turgor der verletzten Reizleitungszellen plötzlich aufgehoben, es kommt also eine sehr starke lokale Druckverminderung zustande, die sich im reizleitenden Röhrensystem nach Art einer »Talwelle« (Erschlaffungswelle) fortpflanzt. Infolge der weit größeren Druckschwankung, die eine mechanische Verletzung zur Folge hat, ist die lebendige Kraft des Stoßes, der

in den benachbarten Gelenkpolstern erzielt wird, erheblich größer, als bei der Reizfortpflanzung nach einem Stoßreize. Der Reiz kann daher auf größere Entfernungen hin fortgeleitet werden; er erreicht nicht bloß das Gelenkpolster des primären Blattstieles, sondern pflanzt sich auch durch den Stengel zu benachbarten Blättern fort.

Die Zellsaftbewegung findet nach einem Stoßreiz, also nach einer Drucksteigerung, in gleicher Richtung statt, in der die Bergwelle weitereilt. Nach einem Wundreize, beziehungsweise einer Druckverminderung dagegen bewegt sich der nach dem Orte geringeren Druckes strömende Zellsaft in entgegengesetzter Richtung wie die Talwelle.

Wie man sich die Übertragung des Stoßes der Berg- oder Talwelle im reizleitenden Röhrensystem auf das reizbare Parenchym der Gelenkpolster im einzelnen vorzustellen hat, kann hier nicht ausführlich erörtert werden. Nur so viel sei bemerkt, daß es offenbar die mit der Druckschwankung verbundenen Volum- und Gestaltänderungen des reizleitenden Gewebes sind, welche im Gelenkpolster die an sie angrenzenden 2—3 Kollenchymzellagen zerren, die dann ihrerseits wieder die angrenzenden reizbaren Parenchymzellen plötzlich etwas deformieren. Nach schwächeren Reizen wird sich diese Deformierung voraussichtlich auf jene Stellen beschränken, wo Tüpfel vorhanden sind, deren Schließhäute infolge ihrer großen Zartheit und Dehnsamkeit schon durch die geringsten Druckschwankungen zu einer Vorwölbung nach der Seite des geringeren Druckes veranlaßt werden. Diese Vorwölbung wirkt dann als mechanischer Reiz.

Was die Schnelligkeit der derart erzielten Reizfortpflanzung betrifft, so hängt diese natürlich von einer ganzen Reihe von Umständen ab, vor allem von den Reibungs- und Filtrationswiderständen im reizleitenden Röhrensystem, und vom Turgeszenzzustande desselben. Nach Dutrochet und Bert beträgt die Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Blatt und Stengel der ausgewachsenen Pflanze 2—15 mm in der Sekunde. Nach meinen Versuchen ist die Schnelligkeit der Reizfortpflanzung im Stengel zuweilen ebenso groß, gewöhnlich aber etwas geringer, als im primären Blattstiel. So betrug z. B. bei einem Versuche die Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Blattstiel 8,5 mm, im Stengel 6,5 mm in der Sekunde. Von K. Linsbauer[18]) wurde zur Zeitmessung die Registriermethode unter Benutzung eines Kymographions verwendet. Er ermittelte nach Verletzung durch Einschneiden in den primären Blattstiel eine durchschnittliche Reizleitungsgeschwindigkeit von 31,2 mm, nach dem Durchschneiden des Blattstieles dagegen eine solche von wenigstens 100 mm in der Sekunde. Diese Angaben sind allerdings mit Rücksicht auf verschiedene Fehlerquellen einer Nachprüfung bedürftig.

Ist die von mir vorgetragene Theorie der Reizleitung bei Mimosa pudica richtig, so ist die Fortpflanzung eines Stoß- oder Wundreizes nur im Bereiche jener Organe möglich, die die beschriebenen Reizleitungszellen besitzen, also in den Laubblättern, Stengeln und in der Hauptwurzel. Da die genannten Zellenzüge den Nebenwurzeln fehlen, so ist es begreiflich, daß meinen Beobachtungen zufolge (die denen Borzis widersprechen) nach dem Durchschneiden von Nebenwurzeln, auch solchen 1. Ordnung, jede Reizbewegung der Blätter unterbleibt. Eine Reizfortpflanzung findet von den Nebenwurzeln aus nicht statt[19]).

Schon Dutrochet hat behauptet, daß sich bei Mimosa pudica ein durch

Anbrennen eines Fiederblättchens bewirkter Reiz auch über entrindete Stengelpartien fortpflanzt. In der Tat kann sich nach meinen Versuchen ein Wundreiz nach künstlicher Unterbrechung des reizleitenden Röhrensystems auch im Holzkörper des Stengels, wenn auch nur in schwächerem Maße, fortpflanzen. Fitting konnte bei seinen Versuchen eine solche Beteiligung des Holzkörpers bei der Reizleitung überhaupt nicht feststellen. Dagegen hat Linsbauer gefunden, daß, wenn man das Wurzelsystem einer in einer Nährstofflösung gezogenen Pflanze durch Eintauchen in konzentrierte oder verdünnte Schwefelsäure, Salzsäure, Kalilauge oder in heißes Wasser plötzlich tötet, der dadurch bewirkte außerordentlich heftige Wundreiz sich auch über völlig entrindete Stengelstücke mit annähernd normaler Geschwindigkeit fortpflanzt. Ich habe für die Beteiligung des Holzkörpers an der Reizleitung folgende Erklärung gegeben: Gewöhnlich werden die innersten Reizleitungszellen des Leptoms von den zu äußerst gelegenen Gefäßen nur durch eine Cambiumzelle getrennt; zuweilen grenzt die Reizleitungszelle sogar direkt an das Gefäß. Wird nun durch Anschneiden oder Ansengen in den Gefäßen eine plötzliche Druckschwankung erzielt, so erleidet die angrenzende stark turgeszierende Cambiumzelle bestimmte Deformationen, die sich auch auf die benachbarten Reizleitungszellen erstrecken und zu einer Saftbewegung in dieses führen. Die Reizübertragung geht also in ganz analoger Weise vor sich, wie in den Gelenkpolstern von dem reizleitenden Gewebe auf das sensible Parenchym. Aus dieser Fähigkeit des Holzkörpers, bzw. seiner Gefäße und Tracheiden, einen heftigen Reiz gleichfalls weiterleiten zu können, darf aber nicht mit Linsbauer gefolgert werden, daß wahrscheinlich auch die normale Reizleitung die gleichen Bahnen einschlägt. Man darf eben nicht außer acht lassen, daß zur prompten und raschen Reizfortpflanzung schon eine ganz schwache Verletzung des Leptoms mit seinen Reizleitungszellen genügt, wobei an irgendeine Beeinflussung der Druckverhältnisse oder der Wasserbewegung in den Gefäßen und Tracheiden nicht zu denken ist. Schwächere Reize können überhaupt nur im Leptom nicht aber im Hadrom, bzw. im Holzkörper geleitet werden. — Was aber die Fortpflanzung abnorm heftiger Reize (Ansengen, Abbrühen) betrifft, so muß schließlich auch mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß es sich dabei um eine plasmatische Reizleitung handelt, zu der alle lebenden Zellen befähigt sind, die durch Plasmodesmen miteinander in Verbindung stehen.

Ob auch bei den anderen auf Stoßreize reagierenden Arten der Gattung Mimosa (M. sensitiva, Spegazinii, casta, viva u. a.), ferner auch bei den übrigen reizbaren Leguminosen, wie Smithia sensitiva, Aeschynomene sensitiva, indica, pumila, Desmanthus stolonifer, Neptunia oleracea u. a. die Mechanik der Reizfortpflanzung dieselbe ist, wie bei der von mir allein untersuchten Mimosa pudica, ist noch näher zu untersuchen. Bei Neptunia sollen nach Borzi und Fitting die Schlauchzellen fehlen. Ist das richtig, so würde sich Neptunia oleracea hinsichtlich der Art der Reizleitung an Biophytum sensitivum anschließen.

Zum Schlusse wäre noch zu erwähnen, daß das reizleitende Gewebesystem im Leptom der Gefäßbündel von Mimosa pudica phylogenetisch nicht etwa mit den Siebröhren zusammenhängt; es ist vielmehr mit den bei den Leguminosen sehr verbreiteten Exkretschläuchen homolog, die im Leptom von Phaseolus multiflorus, Robinia pseudacacia u. a. als Gerbstoffschläuche entwickelt sind.

Anmerkungen.

1) In ausgezeichneter und sehr ausführlicher Weise ist die reichhaltige Literatur über diesen Gegenstand in neuerer Zeit von H. Fitting zusammengestellt und kritisch besprochen worden: Die Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen, Eine physiologische Monographie, Wiesbaden 1907. (Sonderabdruck aus den Ergebnissen der Physiologie, herausgegeben von L. Asher und K. Spiro, IV. u. V. Jahrg.)

2) Wl. Rothert, Über Heliotropismus, Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. VII, 1896, S. 137. Fr. Czapek, Weitere Beiträge zur Kenntniss der geotropischen Reizbewegungen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXXII, 1898, S. 217ff.

3) P. Kretzschmar, Über Entstehung und Ausbreitung der Protoplasmaströmung infolge von Wundreiz, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXXIX, 1903.

4) H. Fitting, Weitere Untersuchungen zur Physiologie der Ranken nebst einigen neuen Versuchen über die Reizleitung bei Mimosa, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXXIX, 1903.

5) Vgl. W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. II, 1901, S. 224ff. und 230ff.

6) Ed. Tangl, Über offene Kommunikationen zwischen den Zellen des Endosperms einiger Samen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XII, 1879—81; Derselbe, Über das Endosperm einiger Gramineen, Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissensch., Math.-naturw. Kl., Bd. XCII, 1. Abth. E. Russow, Über die Perforation der Zellwand und den Zusammenhang des Protoplasmakörpers benachbarter Zellen, Sitzungsberichte der naturf. Gesellsch. der Universität Dorpat, Bd. VI. W. Gardiner, On the continuity of the protoplasm through the walls of vegetable cells, Arbeiten des bot. Institutes zu Würzburg, Bd. III. F. Kienitz-Gerloff, Die Protoplasmaverbindungen zwischen benachbarten Gewebselementen in der Pflanze, Bot. Ztg., 1891. Arth. Meyer, Die Plasmaverbindungen und die Membranen von Volvox globator, aureus und tertius mit Rücksicht auf die thierischen Zellen, Bot. Ztg., 1896; Derselbe, Methoden zum Nachweis der Plasmaverbindungen, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., 1897. Fr. Kuhla, Die Plasmaverbindungen bei Viscum album, Bot. Ztg., 1900. A. W. Hill, The Distribution and Character of connecting Threads in the Tissues of Pinus silvestris, Proceedings of the R. Soc., London, vol. LXVII, 1901. Fr. Kohl, Dimorphismus der Plasmaverbindungen, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., 1900. E. Strasburger, Über Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXXVI, 1901.

7) W. Pfeffer, Zur Kenntniss der Kontaktreize, Untersuchungen aus dem bot. Inst. zu Tübingen, Bd. I, S. 524.

8) G. Haberlandt, Sinnesorgane im Pflanzenreich, 1901, S. 30.

9) Derselbe, ebenda, S. 106.

10) A. W. Hill, Philos. Transact., vol. CXLIX, 1901, S. 103.

11) Ch. O. Townsend, Der Einfluß des Zellkernes auf die Bildung der Zellhaut, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXX, 1897. Vgl. auch W. Pfeffer, Über den Einfluß des Zellkernes auf die Bildung der Zellhaut, Sitzungsberichte der k. sächs. Gesellsch. d. Wiss. zu Leipzig, Math.-phys. Cl., 1896.

12) B. Němec, Die Reizleitung und die reizleitenden Strukturen bei den Pflanzen, Jena 1901; Derselbe, Die Bedeutung der fibrillären Strukturen bei den Pflanzen, Biol. Zentralbl., Bd. XXI, 1902. Vgl. ferner: G. Haberlandt, Über Reizleitung im Pflanzenreich, ebenda, Bd. XXI, 1901; Derselbe, Sinnesorgane im Pflanzenreich, 1901, S. 149ff.; Derselbe, Über fibrilläre Plasmastrukturen, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XIX, 1901.

13) Batalin, Mechanik der Bewegungen insektenfressender Pflanzen, Flora, 1877.

14) G. Haberlandt, Über die Reizbewegungen und die Reizfortpflanzung bei Biophytum sensitivum DC., Annales du Jardin bot. de Buitenzorg, Suppl. II, 1898.

15) Wl. Rothert, Über Heliotropismus, Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. VII, 1896.

16) F. W. Oliver, Über Fortleitung des Reizes bei reizbaren Narben, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., 1887.

17) G. Haberlandt, Das reizleitende Gewebesystem der Sinnpflanze, Leipzig 1890 (vgl. auch die hier zitierte ältere Literatur des Gegenstandes). D. T. MacDougal, The Mechanism of movement and transmission of impulses in Mimosa and other »sensitive« plants, Bot. Gazette, Bd. XXII, 1895. In dieser Abhandlung bekämpft der Verf. meine Auffassung betreffs

der Reizleitung bei Mimosa pudica auf Grund der Ergebnisse folgender von ihm angestellter Versuche: 1) Wird in einen abgeschnittenen Stengel mit einer Kompressionspumpe durch einen plötzlichen Druck von 3—8 Atmosphären (?) Wasser eingepreßt, so wird dadurch die Reizbewegung nicht ausgelöst. Schon Fitting hat in seiner unten zitierten Abhandlung darauf hingewiesen, daß dieser Versuch gegen meine Auffassung nichts beweist, denn das eingepreßte Wasser bewegt sich nicht in dem Röhrensystem der Schlauchzelleu aufwärts, sondern in den Gefäßen. Fitting konnte selbst bei 2 Atmosphären Druck keine Flüssigkeit durch die Schlauchzellreihen hindurchpressen. Das ist auch sehr begreiflich, da beim Abschneiden des Stengels die der Wandfläche benachbarten Enden der intakten Schlauchzellen durch harzartige Pfropfen verschlossen werden. Ich habe darauf bereits in meiner oben zitierten Abhandlung (S. 19) aufmerksam gemacht. 2) Werden an der Basis abgeschnittener Zweige die Rindenschichten abgezogen und die Schlauchzellen freigelegt, und taucht man dann die Zweige, nachdem die Blätter sich wieder ausgebreitet haben, in gesättigte Kalisalpeterlösung, so erfolgt keine Reizbewegung. Bei der Durchführung dieses Versuches ging MacDougal von der irrtümlichen Voraussetzung aus, daß durch osmotische Saugung eine genügend rasche hydrostatische Druckschwankung in dem System der Schlauchzellen erzielt werden könnte. Denn nur in diesem Falle, bei plötzlicher Deformierung der reizbaren Zellen in den Gelenkpolstern durch eine Berg- oder Talwelle im reizleitenden System, ist eine Reizung möglich. Bei osmotischer Wasserentziehung geht die Druckabnahme viel zu langsam vor sich. Fitting hat diese Versuche in modifizierter Form wiederholt und dabei teilweise den Eintritt der Reizbewegung beobachtet. Die mikroskopische Untersuchung ergab aber, daß die Schlauchzellen nach Plasmolysierung mit Kalisalpeterlösungen sämtlich abgestorben waren. Die Reizfortpflanzung ist also in diesem Falle von demselben Gesichtspunkt aus zu betrachten, wie nach Einwirkung ätzender oder giftiger Substanzen überhaupt. Ich habe diesen Punkt bereits in meiner zitierten Abhandlung (S. 61 f.) erörtert. — H. Fitting, Weitere Untersuchungen zur Physiologie der Ranken, nebst einigen neuen Versuchen über die Reizleitung bei Mimosa, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXXIX, 1903. Fitting kommt in dieser Abhandlung zu keiner bestimmten Auffassung über die Art der Reizleitung bei Mimosa pudica, doch nähert er sich auf Grund der Ergebnisse seiner Versuche und Erwägungen ziemlich weit der von mir vertretenen Anschauung. Auch er hält es nämlich für das wahrscheinlichste, daß die Reizfortpflanzung durch eine »Flüssigkeitsbewegung in lebenden Zellen« zustande kommt. Wenn er dabei neben den Schlauchzellen auch an die Siebröhren (oder an andere Zellen) denkt, so spricht dagegen vor allem der Umstand, daß der Flüssigkeitstropfen, der beim Anschneiden des Blattes oder des Stengels plötzlich hervorschießt, doch so gut wie ausschließlich aus dem Röhrensystem der Schlauchzellen stammt. Sehr bemerkenswert ist die Beobachtung Fittings, daß auch in stark angewelkten Sprossen noch Reizleitung stattfindet und ein Flüssigkeitstropfen aus der Wunde austritt. Aus letzterer Tatsache folgt, daß der Turgor des Reizleitungssystems, der für die Reizleitung von maßgebender Bedeutung ist, auch bei starkem Welken der Sprossen erhalten bleibt. H. Molisch, Über einige Beobachtungen an Mimosa pudica, Sitzungsberichte der Wiener Akad. d. Wissensch., Bd. CXXIV, 1915. K. Linsbauer, Zur Kenntnis der Reizleitungsbahnen bei Mimosa pudica, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XXXII, 1914.

18) L. Linsbauer, Über Reizleitungsgeschwindigkeit und Latenzzeit bei Mimosa pudica, Wiesner-Festschrift, Wien 1908.

19) Von Borzi (L'apparato di moto delle Sensitive, Rivista di Scienze biologiche, Bd. IV, 1899) ist gegen die Bedeutung der Schlauchzellen als reizleitendes System eingewendet worden, daß die Bewegung der Blätter auch durch Verwundung der Wurzeln ausgelöst wird, die der Schlauchzellen entbehren. Letzteres gilt aber nach meinen Beobachtungen nur für die Nebenwurzeln. Die Hauptwurzel besitzt im Leptom zweifellos die von mir beschriebenen Schlauchzellen. Ich habe nun ein jüngeres, kräftiges Exemplar von Mimosa pudica enttopft, das Wurzelsystem unter Wasser möglichst schonend und sorgfältig von der Erde befreit, und dann die Pflanze wie bei Wasserkulturen mit ihren Wurzeln in ein weites Glasgefäß tauchen lassen, das mit Leitungswasser gefüllt war. Am nächsten Tage (Temp. 22° C), als sich die Pflanze völlig erholt hatte, wurden mit der Schere vorsichtig einzelne Nebenwurzeln erster Ordnung entzweigeschnitten, darunter auch die oberste Nebenwurzel, deren Basis von dem untersten Laubblatte nur 2,5 cm weit entfernt war. Eine Reizbewegung trat niemals ein, auch dann nicht, als ein ganzes Büschel von Nebenwurzeln erster Ordnung auf einmal durch-

schnitten wurde. Als man jedoch die Hauptwurzel in einer Entfernung von ungefähr 3,5 cm vom untersten Blatte entzweischnitt, trat sofort die Senkung der Blätter ein; nur die beiden obersten führten keine Bewegung aus. Die verschiedenen Reizerfolge nach Durchschneidung der Hauptwurzel und der Nebenwurzeln entsprechen also vollkommen dem Vorhandensein, bzw. dem Fehlen der Schlauchzellen in den Wurzeln. Borzis Einwand ist also hinfällig.

Wenn Dutrochet nach dem Begießen der Wurzeln mit Schwefelsäure eine alsbaldige Reizbewegung der Blätter beobachtete (worauf Borzi, meine irrtümliche Angabe berichtigend, aufmerksam machte), so ist eben außer den Nebenwurzeln auch die Hauptwurzel mit ihren Reizleitungsstellen angeätzt worden.

Vierzehnter Abschnitt.

Das sekundäre Dickenwachstum der Stämme und Wurzeln.

A. Das normale Dickenwachstum.

I. Allgemeines.

Jedes jugendliche Pflanzenorgan besitzt schon in jener Zone, die sich durch den Übergang der Bildungsgewebe in Dauergewebe kennzeichnet, einen weit größeren Querschnitt, als in unmittelbarer Nähe des Scheitels, wo sich die primären Bildungsgewebe aus dem Urmeristem herausdifferenzieren. Diese Zunahme der Querschnittsgröße, die in der kegelförmigen Gestalt der Vegetationsspitze direkt zum Ausdruck kommt, ist eine Folge des primären Dickenwachstums des Organes. Es repräsentiert natürlich keinen speziellen Wachstumsvorgang; an seinem Zustandekommen sind sämtliche Flächenelemente, d. h. die Zellen des Querschnittes, beteiligt, wenn auch nicht alle in gleichem Maß, und so können wir dieses primäre Dickenwachstum mit einem andern Wort auch als die Erstarkung des jugendlichen Organes bezeichnen.

Diese Erstarkung, das primäre Dickenwachstum des Organes, führt schließlich zu einer bestimmten, für die betreffende Pflanzenart charakteristischen Dicke desselben. Ist diese annähernd erreicht, so wächst das Organ nunmehr in die Länge, es streckt sich. Nach beendetem Längenwachstum und vollzogener Ausbildung der Dauergewebe findet bei der Mehrzahl der Monokotylen und Gefäßkryptogamen kein nennenswertes Dickenwachstum mehr statt. Bei den meisten Gymnospermen und Dikotylen dagegen, ferner bei Palmen und Pandaneen, den baumartigen Liliaceen und einigen Gefäßkryptogamen besitzen die Stammorgane und meist auch die Wurzeln die Fähigkeit, auch nach beendetem Längenwachstum und vollständiger Ausbildung ihrer Dauergewebe noch in die Dicke zu wachsen.

Dieses sekundäre Dickenwachstum ist bei den Stämmen verschiedener Palmen[1]), die nachträglich noch in die Dicke wachsen, nach Eichlers und Barsickows Untersuchungen nichts anderes als eine fortgesetzte Erstarkung

des Stammes (im vorhin erörterten Sinne), der so von oben nach unten zu allmählich dicker wird; so war z. B. nach Messungen von Martius der 22,09 m lange Stamm einer Kokospalme (Cocos nucifera) unten 0,74 m, oben 0,46 m dick; ein 25,5 m langer Stamm von Mauritia flexuosa besaß unten einen Durchmesser von 0,87 m, oben einen solchen von 0,52 m. Diese Dickenzunahme beruht ausschließlich darauf, daß das Grundparenchym des Stammes weitzelliger, voluminöser wird, und daß auch die Bastbelege der Gefäßbündel ihren Querschnitt durch Erweiterung ihrer Zellumina, sowie durch fortgesetzte Membranverdickung erheblich vergrößern. Bei Euterpe oleracea findet nach H. Kränzlin eine allmähliche Vermehrung der Bastcambiumzellen durch Zellteilung statt, wobei dann die Ausbildung der Procambiumzellen des ganzen Bündels nicht simultan, sondern sukzedan, von innen nach außen zu, erfolgt. Die Zellvermehrung im sich entwickelnden Baststrange hört erst auf, wenn der Stamm einen Durchmesser von etwa 10 cm erreicht hat. Bei Washingtonia filifera hat Strasburger in der Peripherie des Stammes die Entstehung von sekundären Gefäßbündelanastomosen beobachtet, die schon vorhandene Wasserbahnen miteinander verbinden. Sonst aber erfahren die Gefäßbündel in den sich verdickenden Palmenstämmen keine Veränderung.

Diese einfachste Art des sekundären Dickenwachstums zielt also im allgemeinen bloß auf eine Zunahme der Biegungsfestigkeit des Stammes ab, wie sie bei den eine beträchtliche Höhe erreichenden Palmenstämmen notwendig ist. Der Entfaltungsfähigkeit des ganzen Assimilationsapparates, der Laubblätter, ist aber bei diesem Typus des sekundären Dickenwachstums ebenso eine bestimmte Grenze gesetzt, wie wenn ein solches überhaupt unterbleibt. Wenn die Leitungsbahnen des Wassers und der in ihm gelösten Nährsalze nachträglich nicht mehr vergrößert werden können, dann ist auch eine unbegrenzte Vermehrung der assimilierenden und transpirierenden Lauborgane ausgeschlossen. Sie werden bei den langlebigen Pflanzen dieser Kategorie, wie bei den Palmen, zwar stetig erneuert, an Zahl und Größe dagegen erfahren sie keine andauernde Zunahme[2]).

Die unbegrenzte Entfaltungsfähigkeit des Assimilationsapparates hat eine ebenso unbegrenzte Möglichkeit der Vergrößerung aller Stoffleitungsbahnen und der Verstärkung des mechanischen Gewebesystems zur Voraussetzung. Diese Bedingung ist aber nur erfüllbar, wenn das sekundäre Dickenwachstum auf einer fortwährenden Neubildung und Ergänzung der den Stamm und den Wurzelkörper zusammensetzenden Gewebesysteme beruht. Diese Funktion wird einem zwischen die Dauergewebe des Organes eingeschalteten Bildungsgewebe übertragen, das in den gewöhnlichen, typischen Fällen des sekundären Dickenwachstums in Form eines peripheren Hohlzylinders auftritt, am Querschnitte demnach als ein geschlossener Ring erscheint. Er wird als Verdickungs- oder Cambiumring bezeichnet.

II. Das Dickenwachstum der Gymnospermen und Dikotylen.

A. Der Verdickungs- oder Cambiumring[3]).

In den Stämmen der Gymnospermen und Dikotylen durchsetzt der Verdickungsring die im Kreis angeordneten primären Gefäßbündel. Die Leptomstränge kommen dabei nach außen, die Hadromteile nach innen zu liegen, und durch die sekundär gebildeten Gewebe werden die ebengenannten primären Hauptteile der Gefäßbündel in radialer Richtung auseinandergeschoben.

Die Entstehung des Verdickungsringes der Stammorgane ist eine verschiedene. Sie knüpft in zahlreichen Fällen bereits an die primären Differenzierungsvorgänge in der Stammspitze an, während in anderen Fällen ein solcher Zusammenhang unterbleibt.

Bei verschiedenen Pflanzen ist der Verdickungsring das Differenzierungsprodukt eines primär entstandenen Procambiumringes. Die nachfolgenden Beispiele mögen zeigen, wie dies aufzufassen ist. In den vierkantigen jugendlichen

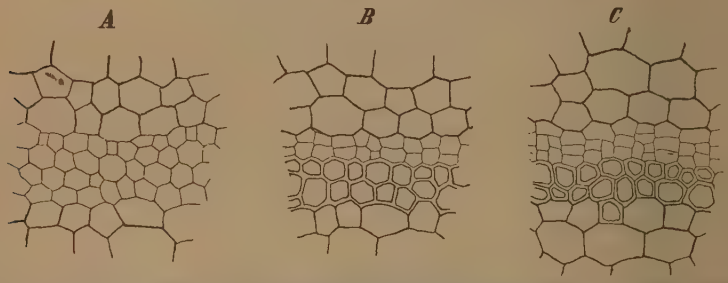


Fig. 272. Anlegung und Differenzierung des primären Procambiumringes im Stengel von Salvia Horminum. *A*—*C* die sukzessiven Stadien. Vgl. den Text.

Internodien von Salvia Horminum werden 8 Gefäßbündel, die Blattspurstränge, angelegt, und zwar 2 in einer Kante. Die Stränge jedes Paares verschmelzen miteinander bald zu einem einzigen Strange. Zwischen diesen Bündelanlagen treten parallel den Seitenflächen des Stengels schon sehr frühzeitig procambiale Meristemstreifen auf, die sich an die Cambiumzonen der Blattspurstränge anschließen. Auf diese Weise kommt ein geschlossener primärer Procambiumring zustande, der aber noch keineswegs den Verdickungsring repräsentiert. Jene Procambiumstreifen bestehen aus 3—4 Zellschichten, deren Elemente nicht etwa in radialen Reihen angeordnet sind, wie dies für den eigentlichen Verdickungsring charakteristisch ist, sondern auf dem Querschnitt ein regelloses Mosaik bilden (Fig. 272 *A*). In diesen Procambiumstreifen werden zunächst neue kleine Gefäßbündel angelegt; noch später bilden sich dann die 2—3 inneren Zellschichten zu mechanischen Zellen aus und bilden samt den Stereiden in den Hadromteilen der bereits differenzierten Gefäßbündel einen geschlossenen, »intracambialen« Libriformring (Fig. 272 *B*). Die äußerste Zellage jener primären Cambiumstreifen wird dagegen zur Mutterzellschicht des Verdickungsringes: ihre Zellen strecken sich in radialer Richtung und gehen hauptsächlich tangentiale Teilungen

ein (Fig. 272 *C*). Indem sich dann das derart entstandene Reihencambium an das gleichnamige Gewebe der bereits differenzierten Gefäßbündel anschließt, kommt der geschlossene Verdickungsring zustande.

Etwas komplizierter gestalten sich die Verhältnisse in den jungen Internodien von Pelargonium gibbosum. Auch hier kommt es zur Ausbildung eines die Gefäßbündelanlagen verbindenden primären Procambiumringes, in welchem kleine Zwischenbündel angelegt werden. Die primären Procambiumstreifen zwischen den Gefäßbündelanlagen bestehen aus 5—7 Zellagen und differenzieren sich nicht nur in zwei Gewebeschichten, wie bei Salvia Horminum, sondern in vier verschiedene Schichten. Die beiden äußersten Zellagen werden zu Bast, die 2—3 nach innen folgenden bilden sich zu einem engzelligen Leitparenchym aus; die nächstfolgende Zellschicht dehnt sich in radialer Richtung, zeigt tangentiale Teilungen und repräsentiert samt dem Reihencambium der Gefäßbündel den Verdickungsring; die innerste Schicht endlich wird gleichfalls zu einem eng-, doch langzelligen Leitparenchym. In mehr oder minder ähnlicher Weise entsteht der Verdickungsring nach Hartig und Sanio bei Ephedra monostachya, Cheiranthus Cheiri, Hieracium, Pyrethrum, Galium, Plantagineen, ferner nach de Bary bei Cobaea, Crassulaceen, Caryophylleen, Rumex, Lunaria u. a.

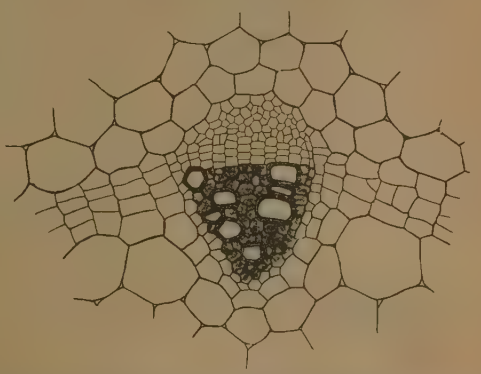


Fig. 273. Querschnitt durch ein Gefäßbündel des Stengels von Begonia fuchsioides; an das zwischen Hadrom und Leptom befindliche Reihencambium schließt sich beiderseits das Interfaszikularcambium an. Vergr. 150.

Wesentlich einfacher gestaltet sich die Bildung des Verdickungsringes, wenn sie unabhängig von dem primären Procambiumring erfolgt, oder wenn ein solcher überhaupt nicht angelegt wird. In diesen Fällen beginnt die Ergänzung der primären Cambiumstreifen in den Gefäßbündeln zum geschlossenen Verdickungsring in der Weise, daß von den Rändern jener Cambiumstreifen aus durch tangentiale Zellteilungen eine sekundäre Meristemzone hergestellt wird, welche die primären Markstrahlen überbrückt und so die Cambiumstreifen der Gefäßbündel miteinander in Verbindung setzt. Ein derartig entstandener Verdickungsring besteht demnach aus faszikularen und interfaszikularen Abschnitten. Die ersteren sind zeitlich eine direkte Fortsetzung des primären Cambiums, die letzteren dagegen ein aus dem Grundparenchym der Markstrahlen entstandenes Folgemeristem. Wir haben hier demnach ein neues Beispiel für die schon mehrmals erwähnte Tatsache vor uns, daß ein und dasselbe Gewebe von bestimmter Funktion in seinen verschiedenen Teilen oftmals ganz ungleichen Ursprungs ist.

Die soeben besprochene Entstehungsweise des Verdickungsringes zeigt im

einzelnen verschiedene Abweichungen. Während in den typischen Fällen (Menispermeen, Casuarinen, Begonien [Fig. 273], Cucurbita, Aristolochia Sipho, hypokotyles Glied von Ricinus communis u. a.) die sekundäre Meristembildung sich darauf beschränkt, die interfaszikularen Abschnitte des Verdickungsringes herzustellen, findet in einzelnen Fällen, so z. B. bei Clematis Vitalba, vorerst die Entstehung sekundärer, stammeigener Zwischenbündel statt, die in den primären Markstrahlen zwischen den Blattspursträngen auftreten.

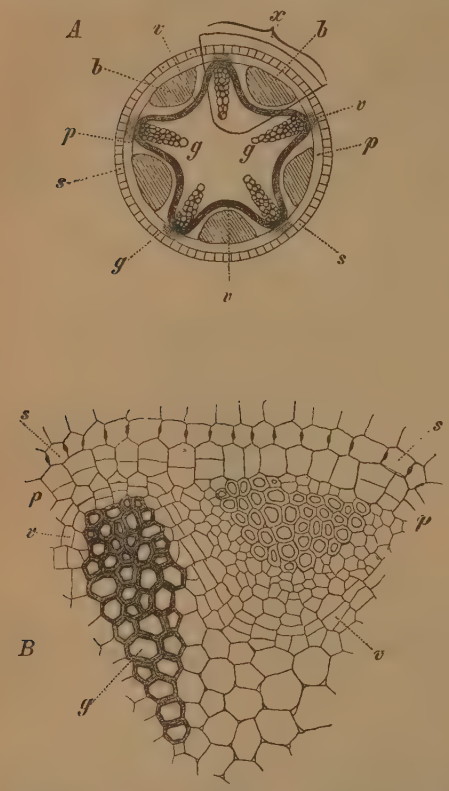


Fig. 274. *A* schematische Darstellung des Querschnittes durch das Gefäßbündel der Hauptwurzel von Vicia faba nach Beginn des Dickenwachstums; *g—g* Gefäßplatten, *b—b* die vor dem Leptom gelegenen Bastbündel, *v—v* Verdickungsring, *p* Pericambium, *s* Schutzscheide. Der Ausschnitt *x* ist in *B* stärker vergrößert dargestellt; Bedeutung der Buchstaben wie vorhin.

In den Wurzeln der Gymnospermen und Dikotylen wird der Verdickungsring in dem axialen Gefäßbündel selbst angelegt. Die tangentialen Teilungen beginnen an den Innenseiten der Leptomstränge des radialen Bündels und setzen sich von hier aus durch das Leitparenchym bis zu den Außenkanten der Gefäßplatten fort; hier überbrücken sie die darüber befindlichen Pericambiumzellen, und damit werden die einzelnen Meristemabschnitte zum Verdickungsring geschlossen (Fig. 274). Auf diese Weise gelangen also die Leptombündel auf die Außenseite, die Gefäßplatten auf die Innenseite des Verdickungsringes; die Orientierung der primären Gefäßbündelteile zum Verdickungsring ist also dieselbe wie im Stamm, und das nachträgliche Dickenwachstum kann in Stamm und Wurzel auf gleiche Weise vor sich gehen. Der Verdickungsring der Wurzeln zeigt natürlich nach seiner Anlage ebenso viele Einbuchtungen, als das radiale Gefäßbündel Leptomstränge aufweist, doch werden im Laufe des Dickenwachstums die Leptombündel bald nach außen geschoben und dadurch jene Einbuchtungen ausgeglichen; der Verdickungsring besitzt dann annähernd die Form eines Kreises.

Gehen wir nun zum Bau des Verdickungsringes und zur Beschaffenheit seiner Elemente über. Schon mehrmals wurde erwähnt, daß der Verdickungsring ein cambiales Bildungsgewebe vorstellt; in diesem Sinne pflegt

man auch häufig schlechtweg vom »Cambiumring« oder »Cambium« zu sprechen, obgleich vom physiologischen Standpunkt aus die Bezeichnung »Verdickungsring« charakteristischer ist. — Die Form der Cambiumzellen des Verdickungsringes ist namentlich von Velten genauer studiert worden; sie ist im allgemeinen die eines rechteckigen Prismas, dessen breitere Seitenflächen tangential gestellt sind. Die Zellenden sind meist dachförmig zugeschärft. Auf dem radialen Längsschnitte (Fig. 275) sieht man die radialen Querkanten der Zellenden, auf dem tangentialen Längsschnitte die prosenchymatische Zuspitzung, bzw. Zuschärfung der Enden. Was die Wände betrifft, so sind die Tangentialwände stets dünn und zart, während die radialen Wände nach den Untersuchungen von de Bary, Fr. Krüger u. a. im Sommer sowohl wie im Winter mehr oder minder verdickt und mit rundlichen, Längsreihen bildenden Tüpfeln versehen sind. Im Winter, zur Zeit der Vegetationsruhe, ist diese Verdickung der radialen Wände stärker, als im Sommer. Daß die Verdünnung der Wände nach Wiederaufnahme der Wachstums- und Teilungsvorgänge durch teilweise Resorption der verdickten Wandpartien erfogt, ist nicht wahrscheinlich. Nach Strasburger und Krüger liegt vielmehr die Annahme näher, daß das Dünnerwerden der Wände auf Dehnung beruht, indem sich die Cambiumzellen in radialer Richtung zu strecken beginnen. — Der Inhalt der Cambiumzellen besteht aus feinkörnigem Plasma mit meist spindelförmigem Zellkern.

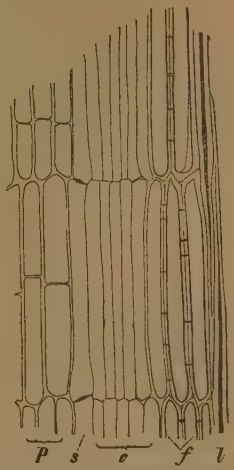


Fig. 275. Teil eines radialen Längsschnittes durch den Stamm von Cytisus Laburnum (Ende Oktober). *p* Leitparenchym der sekundären Rinde. *s* junge Siebröhre. *c* Verdickungsring und Jungzuwachs. *f* die zuletzt gebildeten Ersatzfasern. *l* Libriformfasern.

Das Gewebe des Verdickungsringes charakterisiert sich, wie schon mehrmals erwähnt wurde, als Reihencambium. Begreiflicherweise sind nicht alle Zellen einer radialen Cambiumzellreihe einander gleichwertig, da gegen die beiden Enden der Reihe zu der Übergang der cambialen Zellen in die verschiedenen Dauerelemente stattfindet. In diesem Sinn unterscheidet Sanio bei Pinus silvestris eine mittlere »Initialzelle« der ganzen Reihe, durch deren tangentiale Teilung eine neue Initialzelle und eine nach außen oder innen gekehrte »Gewebemutterzelle« gebildet wird. Gewöhnlich teilt sich jede Gewebemutterzelle nochmals in tangentialer Richtung, und die beiden Tochterzellen gehen nun ohne weitere Tangentialteilungen in Dauerelemente über (Fig. 276). Als Verdickungsring im engeren Sinne hätte man hiernach bloß die aus den Initialzellen bestehende Schicht aufzufassen. Da aber, wie Mischke und namentlich Raatz gezeigt haben, bei ausgiebigerem Dickenwachstum die Deszendenten der Initialzelle sich mehr als bloß einmal teilen, so erscheint es am zweckmäßigsten, alle Zellen der radialen, genetischen Reihen, die sich noch tangential teilen, zum Verdickungsringe zu zählen. Dieser stellt so nach Raatz eine meristematische Zone dar, in der durch fortgesetzte

interkalare Teilungen die Zahl der Zellen in den einzelnen radialen Reihen vermehrt wird. Das Vorhandensein von Initialzellen im Sinne Sanios wird aber durch diese Definition nicht ausgeschlossen. Für ihre Existenz ist später auch Schoute eingetreten.

Da der Verdickungsring durch die nach innen abgeschiedenen Gewebeprodukte allmählich in radialer Richtung nach außen verschoben wird, so muß er, solange das Dickenwachstum andauert, an Umfang zunehmen. Bis zu einem gewissen Grade kann dieser Vergrößerung des Umfanges die tangentiale Streckung der Cambiumzellen entsprechen; doch muß diese schließlich die Einschaltung neuer radialer Wandungen zur Folge haben, wodurch die Zahl der radialen Zellreihen des Verdickungsringes entsprechend vermehrt wird. Da wegen des konstanten Verhältnisses von Radius und Umfang bei gegebener Vergrößerung des ersteren das Maß des tangentialen Wachstums sich leicht berechnen läßt, so kann auf Grund bestimmter Messungen in jedem Einzelfalle durch Rechnung ermittelt werden, nach wie vielen tangentialen Teilungen in einer Zellreihe des Verdickungsringes eine radiale Teilung eintritt. Derartige Berechnungen sind zuerst von Nägeli angestellt worden.

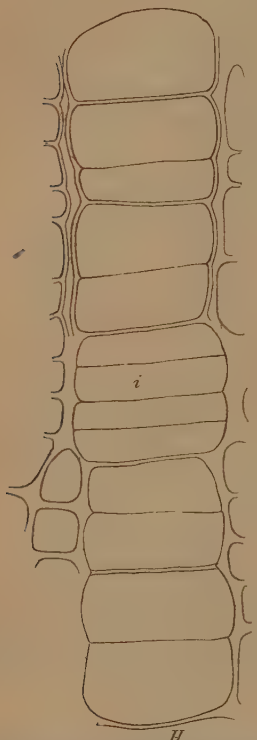


Fig. 276. Querschnitt durch eine Radialreihe der Cambiumzone von Pinus silvestris. *i* vermutliche Cambiuminitiale. *H* Holzseite. Vergr. 650. (Nach Sanio.) (de Bary, Vergl. Anatomie.)

Die vom Verdickungsringe der Gymnospermen und Dikotylen gebildeten Dauergewebe lassen sich folgendermaßen gruppieren: Der auf der Innenseite des Verdickungsringes gelegene Dickenzuwachs, welcher hauptsächlich die mechanischen und wasserleitenden Elemente und das Hadromparenchym in sich vereinigt, wird als Holz oder Holzkörper bezeichnet; der außerhalb des Verdickungsringes gelegene Zuwachs dagegen, im wesentlichen aus Leptom, Leitparenchym und eventuell aus lokalmechanischen Strängen bestehend, repräsentiert die sekundäre Rinde. Sowohl in der letzteren, wie auch im Holzkörper treten radiale Gewebestreifen auf, welche in ununterbrochenem Verlauf Holz und Rinde durchsetzen; dies sind die Markstrahlen. Der dem Holzkörper angehörige Teil des Markstrahls kann als Holzmarkstrahl (oder kurzweg als Markstrahl im engeren Sinne) bezeichnet werden; seine außerhalb des Verdickungsringes befindliche Fortsetzung ist dann der Rindenmarkstrahl.

Die Anlegung neuer sekundärer Markstrahlen im cambialen Verdickungsring erfolgt in der Weise, daß je nach der Größe des Markstrahls

eine oder mehrere Cambiumzellen die entsprechende Anzahl von queren und schrägen Teilungen eingehen; so werden die meristematischen Initialzellen der einzelnen Zellreihen des Markstrahls gebildet. Bei Cytisus Laburnum habe ich die Anlegung der kleinen und kleinsten Markstrahlen genauer verfolgt und gefunden, daß die betreffenden Cambiumzellen zunächst in der Regel 1—2 vorbereitende Teilungen eingehen. Die cambiale Mutterzelle teilt sich durch eine radiale Längswand, und die eine der beiden Tochterzellen kann entweder sofort zur Spezialmutterzelle des Markstrahls werden, oder eine bogige Längswand schneidet von ihr eine kleine spindelförmige Enkelzelle ab, welche durch quere Teilungen die Markstrahlinitialen bildet.

Für die soeben genannten Bildungszellen gelten dieselben Zellteilungsnormen, wie für die Cambiumzellen des Verdickungsringes. Durch tangentiale Teilungen werden nach außen neue Zellen zum Rindenmarkstrahl, nach innen ebensolche zum Holzmarkstrahl gefügt. Wie von Krabbe für eine Anzahl von Holzgewächsen nachgewiesen wurde, unterbleiben aber in den Tochterzellen der Markstrahlinitialen weitere Teilungen; jede Tochterzelle wird vielmehr direkt zu einer Dauerzelle, und zwar je nach ihrer Lage zu einer Rinden- oder Holzmarkstrahlzelle. So wurden z. B. in einem 8jährigen Aste von Cytisus Laburnum nach einer von mir angestellten Beobachtung in jeder Vegetationsperiode seitens der betreffenden Markstrahlinitiale 2 Rinden- und 8 Holzmarkstrahlzellen abgeschieden. Veranschlagt man die Vegetationsperiode auf rund 200 Tage, so verstrichen von einer Teilung zur anderen durchschnittlich 20 Tage.

Zur Zeit der lebhaftesten Stoffwanderung, im Frühjahr und im Herbst, werden die meristematischen Markstrahlinitialen natürlich von einem starken Strom der in Translokation begriffenen Kohlehydrate durchquert und so in sehr intensiver Weise der Stoffleitung dienstbar gemacht. Bei verschiedenen Hölzern (Quercus pedunculata, Fagus silvatica, Prunus Cerasus und besonders deutlich bei Cytisus Laburnum) führt diese Inanspruchnahme der Markstrahlinitialen zu einem Funktionswechsel, der auch histologisch zum Ausdruck kommt: die genannten Zellen geben fast ausnahmslos ihren meristematischen Charakter auf, verdicken auch ihre tangentialen Wände, die dann getüpfelt erscheinen, und werden zu typischen Rindenstrahlzellen (Fig. 278 *m*). So kommt es, daß vom Spätherbst bis zum Frühjahr der Rindenmarkstrahl unmittelbar an den Holzmarkstrahl grenzt, und daß zu Beginn des erneuten Dickenwachstums auch neue Markstrahlinitialen gebildet werden, welche durch Teilung der innersten Zellen des Rindenstrahles entstehen. Diese Initialen sind demnach als ein Folgemeristem zu betrachten, das sich alljährlich erneuert.

B. Die sekundäre Rinde[4]).

Die außerhalb des Verdickungsringes gelegenen Produkte desselben (d. h. die Gewebe der sekundären Rinde) werden häufig als »Bast« im topographischen Sinne bezeichnet. Selbstverständlich können wir von dieser Benennung keinen Gebrauch machen, da wir unter Bast eine bestimmte Gewebeart des mechanischen Systems verstehen. Ebenso müssen wir von der Bezeichnung »Weichbast« absehen, worunter man die nicht mechanischen Bestandteile der sekun-

dären Rinde versteht, sowie auch vom Ausdruck »Bastparenchym«, der zur Bezeichnung des Leitparenchyms der sekundären Rinde (ausschließlich der Markstrahlen) gebraucht wird.

Die einzelnen Gewebearten, die hier in Betracht kommen, treten gewöhnlich mehr oder minder deutlich in tangentialen Schichten auf; sie werden von den radialen Markstrahlen durchzogen, die den Stoffverkehr zwischen Rinde und Holz vermitteln.

Das Leptom der sekundären Rinde besteht wie sonst aus Siebröhren und Geleitzellen, bzw. den sie vertretenden plasmareichen Parenchymzellreihen; ferner aus Cambiformzellen, die aber weniger zahlreich und typisch entwickelt sind, als im primären Leptom, und gegenüber dem Leitparenchym (Leptomparenchym) sehr zurücktreten. Die Siebröhren mit den Geleitzellen, sowie das Leitparenchym treten gewöhnlich in tangentialen Schichten auf, die miteinander abwechseln. Die Siebröhrenglieder besitzen, da sie aus Cambiumzellen hervorgehen, schräge Endflächen mit mehreren übereinander befindlichen Siebplatten; daß damit ein erleichterter Eiweißtransport verknüpft ist, wurde bereits in der Einleitung des VII. Abschnittes erwähnt. Die Zellen des Leitparenchyms enthalten meist etwas Chlorophyll und speichern im Herbst reichlich Stärke, die aber vor Eintritt der Winterruhe, im Spätherbst, wieder verschwindet. Sie wird nach den Untersuchungen von Russow, A. Fischer u. a. in Fett, zum Teil auch in Glukose und vielleicht auch in einen noch unbekannten Stoff umgewandelt; zum Teil wandert sie wohl auch durch die Markstrahlen in den Holzkörper ein. Im Frühjahr findet zunächst wieder eine Regeneration der Stärke statt, die aber später gelöst und durch Vermittelung des Holzkörpers den austreibenden Sprossen zugeführt wird. Die in den Blättern erzeugten Kohlehydrate wandern, wie Ringelungsversuche von Th. Hartig, Hanstein und A. Fischer gelehrt haben, ausschließlich im Leitparenchym der Rinde nach abwärts und durch die Markstrahlen in den Holzkörper ein. — Nach Schellenberg werden die im Winter mehr oder minder stark verdickten Zellwände des Leptomparenchyms bei verschiedenen Holzgewächsen (Vitis, Alnus, Aesculus, Betula u. a.) teilweise aufgelöst; sie enthalten nämlich Hemizellulosen.

Die Siebröhren und Geleitzellen, bzw. eiweißreichen Parenchymzellreihen besitzen nur eine kurze Funktionsdauer. Sie werden spätestens nach Ablauf einer Vegetationsperiode entleert und zusammengedrückt, während die Leitparenchymzellen jahrelang funktionieren können.

Die mechanischen Elemente der sekundären Rinde sind typische Bastfasern und Sklerenchymzellen. Bei einer Anzahl von Pflanzen fehlen die ersteren (z. B. bei Abies, Fagus, Platanus, Viburnum u. a.); noch häufiger fehlen die »Steinzellen« (Cupressineen, Taxus, Ulmus, Morus, Lonicera, Sambucus, Berberis, Tilia u. a.). Verhältnismäßig seltener dagegen entbehrt die sekundäre Rinde aller mechanischen Elemente (z. B. Laurus, Nerium, Cornus, Ribes, Buxus u. a.).

Die Bastfasern zeigen, wenn man die typischen Fälle betrachtet, zweierlei Anordnungsweisen. Sie können 1. vereinzelt oder zu Gruppen vereinigt in der Rinde unregelmäßig zerstreut sein, oder sie bilden 2. tangentiale Schichten und Platten, welche mit den Leptombinden, an die sie sich anlegen, alternieren.

Hierher gehören die Cupressineen, Castanea vesca, Juglans nigra, Vitis vinifera, Clematis Vitalba, Quercus Robur u. a. — Auf letztere Weise durchziehen die sekundäre Rinde nicht selten beträchtliche Bastmassen, allein es wäre ein Irrtum, wenn man ihnen eine wesentliche Rolle in bezug auf die Biegungsfestigkeit des ganzen Organs zuschreiben wollte. Denn die Widerstandskraft eines älteren Astes oder Baumstammes hat im Holzkörper ihren Sitz, und das Bastgewebe der sekundären Rinde kann demnach in erster Linie bloß lokalmechanischen Zwecken dienen: es schützt das Leptom, mit dessen Schichten es abwechselt. Damit ist natürlich nicht ausgeschlossen, daß solche Bastschichten auch zur Festigkeit des ganzen Organs beitragen, und dieser Anteil wird um so größer sein, je schwächer der Holzkörper anfänglich ist. Ein 1—3jähriger

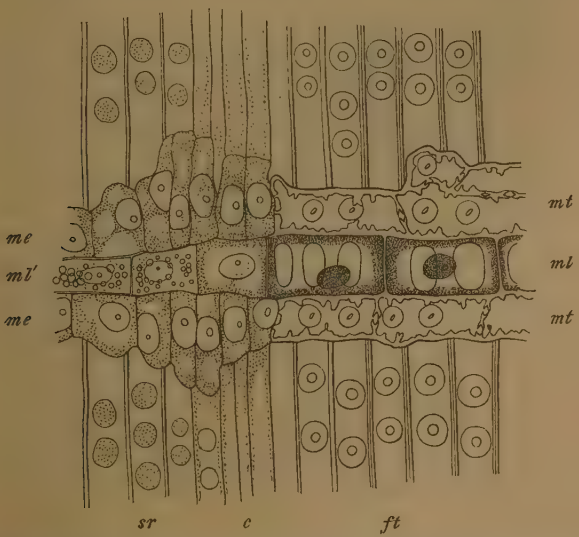


Fig. 277. Sekundärer Markstrahl eines Astes von Pinus Pumilio (Anfang Juli). *me* eiweißreiche Zellen des Rindenmarkstrahles. *ml* Tracheiden des Holzmarkstrahles. *ml'—ml* leitparenchymatische Zellreihe des Markstrahles. *sr* Siebröhren. *c* Cambium. *ft* Fasertracheiden.

Lindenzweig mag also immerhin einen nicht unansehnlichen Bruchteil seiner Festigkeit den starken Bastbelegen der Rinde verdanken. Je mehr aber im Lauf des Dickenwachstums der Holzkörper erstarkt, um so mehr tritt die lokalmechanische Bedeutung des Rindenbastes in den Vordergrund.

Außer den mechanischen Elementen finden sich in der sekundären Rinde sehr häufig Kristallschläuche; bei verschiedenen Pflanzen auch Sekretgänge und Milchröhren. Da sie keine besonderen Eigentümlichkeiten zeigen, so ist auf sie an dieser Stelle nicht näher einzugehen.

Schließlich sind hier noch die Markstrahlen der sekundären Rinde zu besprechen, deren Elemente bei den Dikotylen in bezug auf Inhalt und Wandbeschaffenheit den übrigen Leitparenchymzellen der Rinde gleichen. Mit diesen letzteren treten die Markstrahlen durch zahlreiche Tüpfel in regen Stoffverkehr,

und auch die Geleitzellen suchen die unmittelbare Nachbarschaft der Markstrahlen auf. Bei den Abietineen und einem Teile der Cupressineen und Taxodineen hat Strasburger außer den stärkehaltigen, bzw. leitenden Zellen der Rindenmarkstrahlen noch plasmareiche Zellen beobachtet, die im allgemeinen den oberen und unteren Rand des betreffenden Markstrahles einnehmen und sich durch größere Höhe und geringere Länge, häufig auch durch große Zellkerne vor den stärkeführenden Elementen auszeichnen (Fig. 277 *me*). Sie legen sich an die benachbarten Siebröhren der Rinde an, mit denen sie bei den Abietineen und wahrscheinlich auch bei den anderen hierher gehörigen Coniferen durch Siebtüpfel verbunden sind. Mit der Entleerung der Siebröhren hält jene der eiweißhaltigen Markstrahlzellen gleichen Schritt. Ihre Funktion ist noch unbekannt; sie dürfte dieselbe sein, wie jene der Geleitzellen, die sie vertreten.

Im Laufe des Dickenwachstums erfährt natürlich die sekundäre Rinde, da sie sukzessive nach außen geschoben wird, eine beträchtliche Zunahme ihres Umfanges, wobei jedoch das passive Wachstum der Rinde, das diese Zunahme herbeiführt, sich begreiflicherweise nur auf das lebensfrische Gewebe, nicht auf die Borke oder das ausgebildete Periderm erstreckt. — Der äußerste Teil der Rinde, der zumeist schon funktionsuntüchtig geworden, wird bei den meisten Bäumen alljährlich durch Borkenbildung abgestoßen. Am auffälligsten ist dieser Prozeß bei solchen Stämmen, welche die ganze sekundäre Rinde des Vorjahres abwerfen (Vitis); dem entspricht dann eine besonders reichliche Neubildung von sekundärem Rindengewebe.

C. Der Holzkörper[5]).

1. Die Elementarorgane des Holzes.

Die vom Verdickungsringe nach innen zu abgeschiedenen sekundären Gewebe, die zusammen den Holzkörper bilden, bestehen aus mechanischen und stoffleitenden Elementarorganen.

Während für die primäre Anordnung der Gewebe des Dikotylenstammes der so überaus häufige Bastring charakteristisch ist, wird nach Eintritt des Dickenwachstums das Stereom auf die Innenseite des Verdickungsringes verlegt; der Bastring wird zum Libriformring. Der Grund für diese abweichende Lagerung der mechanischen Elemente ist unschwer einzusehen: nur auf der Innenseite des Verdickungsringes kann das Stereom zu einem dauernden Bestandteile des in die Dicke wachsenden Organs werden. Da nun vom Verdickungsring auch die wasserleitenden und ein Teil der kohlehydrateleitenden Elementarorgane nach innen zu abgeschieden werden, so ist im Holzkörper eine wechselseitige Durchdringung des mechanischen und des stoffleitenden Gewebesystems die unausbleibliche Folge. Indem auf diese Weise die beiden genannten Systeme ihre anatomisch-topographische Selbständigkeit aufgeben müssen, so wird begreiflicherweise auch ihre physiologische Selbständigkeit zum Teil verwischt und beseitigt. Die verschiedenen Funktionen sondern sich nicht mehr streng nach den anatomischen Hauptmerkmalen der Gewebe. Das eine Gewebesystem übernimmt als Nebenfunktion die Aufgabe des anderen,

und schließlich kann zwischen Haupt- und Nebenfunktion überhaupt nicht mehr unterschieden werden. Der anatomische Ausdruck hierfür besteht in dem Vorhandensein zahlreicher Übergangsstufen, durch welche die Formen der typischen Elementarorgane des Skelett- und des Leitungssystems miteinander verbunden sind.

Als solche typische Elementarorgane des Holzes[6]) sind aufzufassen: 1. die echten Libriformfasern, als spezifisch-mechanische Elemente; 2. die mehr oder minder dünnwandigen Gefäße und Tracheiden, als wasserleitende Röhren; 3. die Holzparenchymzellen, welche zur Leitung und in noch höherem Maße zur Aufspeicherung von stickstofflosen Assimilaten dienen. Hierzu kommen noch 4. die Elemente der Holzmarkstrahlen.

Die Libriformfasern oder Holzfasern (Libriformzellen) können in ihrer typischen Ausbildung geradezu als die Bastzellen des Holzes bezeichnet werden (Fig. 278 *lf*). Sie sind stets von prosenchymatischer Gestalt, besitzen verdickte Wandungen mit spaltenförmigen, linksschiefen Tüpfeln, und ihr Inhalt besteht aus Luft, bisweilen auch aus geschrumpften Plasmaresten. Ausnahmsweise kommen auch verzweigte Libriformfasern vor, so nach K. Wilhelm im Holz von Tectona grandis. Die Wände der Libriformfasern sind viel häufiger und in der Regel auch stärker verholzt, als die Bastzellwände. — Bei manchen Hölzern (Cytisus Laburnum, Caragana arborescens, Gleditschia triacanthos, Ulmus suberosa, Celtis australis, Morus alba u. a.) fand Sanio, daß die innerste Wandschicht der Libriformfasern von eigentümlich »knorpelig-gelatinöser« Beschaffenheit ist und unverholzt bleibt. Wie Leclerc du Sablon und Schellenberg gezeigt

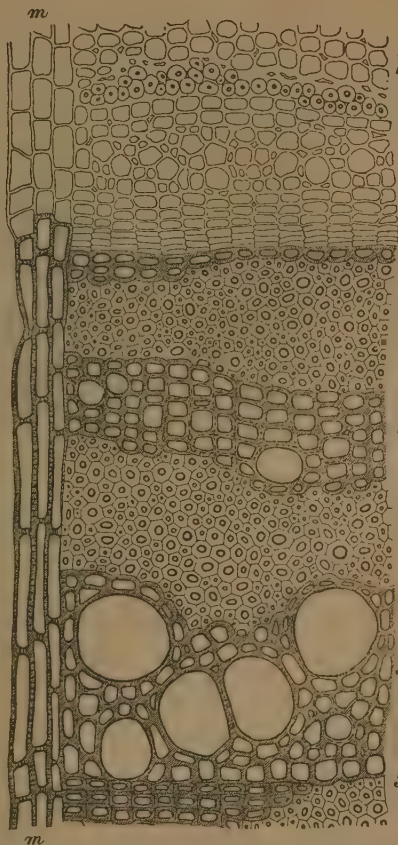


Fig. 278. Teil eines Querschnittes durch Holz und Rinde eines 12jährigen Astes von Cytisus Laburnum (Ende Oktober). *p* Leitparenchym. *b* Bastplatte. *l* Leptom (die größeren Elemente Siebröhren). *c* Verdickungsring und Jungzuwachs. *lf* Libriform. *m* Mestom (Ersatzfasern, Holzparenchym, Tracheiden und enge Gefäße). *fh* Frühlingsholz (Mestom mit großen Gefäßen). *g* Grenze zwischen Frühlingsholz und letztjährigem Herbstholz. *m* Markstrahl.

haben, besteht diese Schicht aus Hemizellulosen; sie wird erst im Herbst angelegt und im Frühjahre als Reservestoff wieder aufgelöst[7]). —

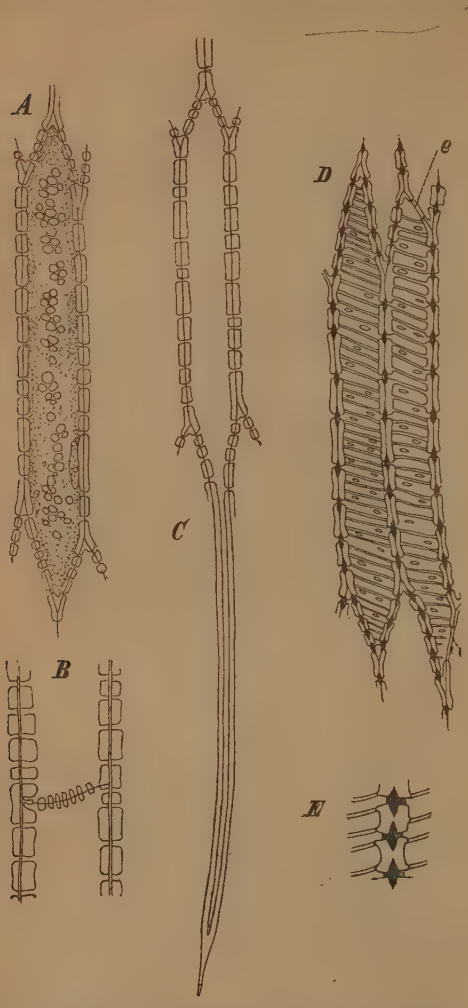


Fig. 279. Elemente des Holzes von Cytisus Laburnum (tangentialer Längsschnitt). *A* stärkeführende Ersatzfaser. *B* Enden zweier benachbarter Holzparenchymzellen. *C* intermediäre Zellform, in ihrer oberen Hälfte Ersatzfaser, in ihrer unteren Libriformfaser. *D* wasserleitende Elemente; links eine Tracheide, rechts ein enges Gefäßglied; bei *e* die Löcher in den Wandungen der Gliedenden. *E* Wandungsstück zwischen zwei Tracheiden mit Hoftüpfeln und Spiralfasern.

Im allgemeinen erreichen die Libriformfasern nicht die Länge typischer Bastzellen, doch werden sie immerhin 0,3—1,3 mm lang. So beträgt nach Sanio ihre durchschnittliche Länge im Holze von Prunus Laurocerasus 1,26 mm, von Ulex europaeus 1,03 mm, von Quercus pedunculata 0,8 mm, von Salix acutifolia 0,53 mm, von Tilia parvifolia 0,46 mm usf.

Die Gefäße und Tracheiden des Holzkörpers sind in typischer Ausbildung, d. h. sofern sie nicht zu mechanischen Leistungen herangezogen werden, kaum dickwandiger, als die gleichnamigen Elemente der primären Gefäßbündel. Als Wandverdickungen treten häufig zarte Spiralfasern auf (Fig. 279 *D*, *E*), die aber meist zu schwach sind, als daß ihnen eine mechanische Bedeutung zukommen könnte. Strasburger spricht ihnen eine Rolle bei der Wasserleitung zu, indem er annimmt, daß sie »dem Wasser in den Jaminschen Ketten den Durchgang zwischen Luftblase und Wand, der Richtung des Schraubenbandes folgend, erleichtern müssen«. Der Stoffverkehr erfolgt in den meisten Fällen durch dichtgedrängte Hoftüpfel, zuweilen auch durch die unverdickten Membranpartien von netzartig verdickten Wandungen (Crassulaceen, Opuntia, Cereus). Wo die wasserleitenden Röhren des Holzes an Leitparenchym grenzen (sei es nun Holzparenchym oder Markstrahlengewebe), da wird

der Stoffverkehr entweder durch einseitige Hoftüpfel oder durch meist große einfache Tüpfel vermittelt.

Bei den Abietineen und anderen Coniferen, doch auch in Dikotylenhölzern (Hippophaë rhamnoides, Salix fragilis u. a.) werden die Tracheiden häufig von radialen Zellulosebalken durchsetzt, die sich durch mehrere Jahresringe erstrecken können. Ihre Entwickelungsgeschichte ist noch nicht vollkommen klargestellt. Ob sie als radiale Aussteifungen dienen, oder ob sie, wie Raatz will, bloß eine »Abnormität« sind, muß hier gleichfalls unentschieden bleiben.

Die Holzparenchymzellen entstehen durch wiederholte Querteilungen der cambialen Mutterzellen, und auch im ausgebildeten Zustande lassen sich oft die entwickelungsgeschichtlich zusammengehörigen Zellen als spindelförmige Gruppen nachweisen. Die einzelnen Elemente sind stets längsgestreckt-prismatisch, in der unmittelbaren Nähe großer Gefäße oftmals plattgedrückt. Die Zellwände zeigen in den typischen Fällen nur schwache Verdickung und sind verholzt. Die hauptsächlich an den Radial- und Querwänden auftretenden Tüpfel sind immer rundlich oder elliptisch. Der Zellinhalt besteht aus einem lebenden Plasmaleib und zur Zeit der Winterruhe aus reichlich aufgespeicherter Stärke (bei den meisten hartholzigen Laubbäumen) oder fettem Öl (bei weichholzigen Bäumen, Tilia, Betula, Pinus silvestris u. a.). Hin und wieder enthält das Holzparenchym auch spärliche Chlorophyllkörner.

Wie aus den schon oben erwähnten Ringelungsversuchen von Th. Hartig und A. Fischer[8]) hervorgeht, findet die Abwärtsleitung der Kohlehydrate aus den assimilierenden Blättern nur im Leitparenchym der Rinde und nicht auch im Holzparenchym statt. Besonders lehrreich sind jene Versuche Fischers, bei denen die Äste von Prunus avium, Tilia und Betula doppelt geringelt wurden. In das zwischen den Ringelungsstellen befindliche blattlose Aststück war auch nach Wochen noch keine Stärke eingewandert. Im Frühjahr dagegen findet, wie wir später hören werden, die Aufwärtsleitung der Kohlehydrate hauptsächlich in den Gefäßen statt. Wenn auch das Holzparenchym demnach in erster Linie zur Speicherung stickstoffloser Assimilate dient, so wäre es doch zu weit gegangen, wenn man darin seine ausschließliche Funktion erblicken und ihm jede Fähigkeit zur Leitung von Kohlehydraten absprechen wollte. An den Stoffleitungsvorgängen im Holzkörper selbst ist es jedenfalls gleich den Markstrahlen mitbeteiligt. Daß es hier nicht bloß dem Lokalverkehr dient, sondern auch in die Längsleitung eingreifen kann, geht aus der typischen Längsstreckung seiner Zellen und der besonders reichen Tüpfelung seiner Querwände unzweideutig hervor.

Wenn die cambialen Mutterzellen des Holzparenchyms ungeteilt bleiben, was ziemlich häufig der Fall ist, dann werden Zellen gebildet, welche in der Beschaffenheit ihrer Wände und ihres Inhaltes, sowie auch betreffs ihrer Funktion den typischen Holzparenchymzellen zwar vollständig gleichen, die sich aber von ihnen durch ihre spindelförmige Gestalt unterscheiden (Fig. 279 *A*). Sanio hat diese Zellen, die das typische Holzparenchym häufig begleiten oder auch vollständig ersetzen (wie bei Viscum, Caragana arborescens, Spiraea salicifolia), als Ersatzfasern bezeichnet. Eine solche Ersatzfaserzelle ist also entwickelungsgeschichtlich einer spindelförmigen Gruppe von gewöhnlichen Holzpar-

enchymzellen homolog. Der ganze Unterschied besteht, wie gesagt, nur darin, daß in dem einen Falle die betreffende Cambiumzelle ungefächert blieb, in dem anderen Falle dagegen Querteilungen einging. In physiologischer Hinsicht kann dieser Unterschied nicht maßgebend sein — wir betrachten ja z. B. auch den Unterschied zwischen gefächerten und ungefächerten Bastzellen als nebensächlich —, und so dürfen wir nach dem Vorgange Troschels die Ersatzfaserzellen zum Holzparenchym im weiteren Sinne zählen.

Nachdem wir im vorstehenden die typischen Elementarorgane des Holzes kennen gelernt, welche sich in Bau und Funktion unmittelbar an die gleichnamigen Elementarorgane der primären Gefäßbündel anschließen, sollen nunmehr die bereits oben erwähnten Übergangsformen zwischen den spezifisch-mechanischen und den stoffleitenden und speichernden Gewebselementen näher besprochen werden, welche im Holzkörper nicht selten in überwiegender Mehrzahl vorhanden sind und so dem histologischen Bau des Holzes ein ganz bestimmtes Gepräge aufdrücken.

Wir wollen zunächst jene Reihe von Übergangsformen betrachten, welche die typischen Libriformfasern mit den Gefäßen und Tracheiden verbindet. Als erste Andeutung der wasserleitenden Nebenfunktion des Libriforms macht sich die Ausbildung kleiner behöfter Tüpfel geltend; die Tüpfelkanäle sind zwar noch spaltenförmig und linksschief angeordnet, allein die vergrößerte Schließhaut bedingt das Zustandekommen eines wenn auch nur engen Hofraumes (Quercus, Fraxinus, Daphne u. a.). Je mehr sich nun das Libriform an der Wasserleitung beteiligt, desto größer und typischer werden seine behöften Tüpfel. Schließlich kommen Zellformen zustande, welche in gleichem Maß als wasserleitende, wie als mechanische Elemente fungieren. Die Zellen sind langgestreckt, prosenchymatisch zugespitzt und besitzen verdickte Wandungen mit großen, runden Hoftüpfeln. Die Tüpfelmündung ist schief spaltenförmig oder kreisrund. Dies sind die sog. Fasertracheiden, wie sie bei der Magnoliaceengattung Drimys, vor allem aber im Holz der Coniferen vorkommen. — Einen weiteren Schritt der Annäherung an den Bau der typischen Wasserleitungsorgane bedeutet es, wenn die Fasertracheiden, wie bei Taxus, mit spiralfaserigen Wandverdickungen versehen sind. Hiermit ist dann schon der Übergang zu den dickwandigen Gefäßen und Tracheiden gegeben, bei denen die Verdickung der Wände nur mehr ihre mechanische Nebenfunktion kennzeichnet (Fraxinus excelsior, Nerium Oleander, Convolvulus Cneorum u. a.). Die relativ zartwandigen Gefäße und Tracheiden repräsentieren dann das Endglied der ganzen Reihe. —

Der besseren Übersicht halber mögen hier die angeführten Übergangsformen mit Angabe ihrer Funktionen auch in tabellarischer Form zusammengestellt werden.

Bezeichnung der Formen.	Hauptfunktion.	Nebenfunktion.
1. Libriformfasern mit spaltenförmigen, einfachen Tüpfeln	Festigung	—
2. Libriformfasern mit kleinen Hoftüpfeln (spaltenförmige Tüpfelkanäle)	Festigung	Wasserleitung

Bezeichnung der Formen.	Hauptfunktion.	Nebenfunktion.
3. Fasertracheiden; prosenchymatische, dickwandige Elemente mit großen Hoftüpfeln, ohne spiralfaserige Wandverdickungen	Kein Unterschied zwischen Haupt- und Nebenfunktion; die Elemente sind in gleicher Weise an der Festigung des Organs wie an der Wasserleitung beteiligt	
4. Fasertracheiden wie vorhin, mit spiraligen Wandverdickungen		
5. Dickwandige Tracheiden und Gefäße	Wasserleitung	Festigung
6. Dünnwandige Tracheiden und Gefäße	Wasserleitung	—

Die zweite Reihe von Übergangsformen im Bau der Elementarorgane des Holzes führt vom typischen Libriform zum dünnwandigen Holzparenchym. Allerdings ist diese zweite Reihe weniger kontinuierlich, als die erste, doch ist sie immerhin sehr deutlich nachweisbar. Als erste Abweichung vom typischen Libriform, das ein abgestorbenes Gewebe ist, treten Libriformzellen mit lebendem Plasmakörper auf, welcher die erste Voraussetzung zur Leitung und Speicherung plastischer Baustoffe bildet. Bezüglich ihrer Form und Wandstruktur sind diese lebenden Libriformzellen noch vollkommen typisch entwickelt. Die spaltenförmigen, linksschiefen Tüpfel treten aber bisweilen schon vorwiegend an den radialen Wandungen auf, so nach W. Krah bei den Ahornarten. Die nächste Stufe bilden die gefächerten Libriformzellen, wie sie z. B. im Holze der Weinrebe vorkommen. Eine merkwürdige Mittelform zwischen mechanischen Zellen und Ersatzfasern habe ich im Holze von Cytisus Laburnum beobachtet. Hier gibt es an der Grenze zwischen den breiten Libriformplatten und dem Holzparenchym nicht selten langgestreckte Elemente, welche zur einen Hälfte eine typische, relativ dünnwandige Ersatzfaser, zur anderen Hälfte eine ebenso typische, dickwandige und prosenchymatisch zugespitzte Libriformfaser vorstellen (Fig. 279 *C*). Wir haben hier demnach einen Fall vor uns, in dem die physiologische Doppelfunktion in scharf gesonderten Teilen des Elementarorganes histologisch zum Ausdruck kommt. — Die vorletzten Glieder der Reihe werden von den stärker verdickten Holzparenchymzellen gebildet, wobei die Verdickung ringsum erfolgt (Convolvulus Cneorum), oder sich auf die radialen Wände der im Herbstholze befindlichen Parenchymzellen beschränkt (Magnolia acuminata und tripetala, Liriodendron tulipifera, Gymnocladus canadensis, Amorpha fruticosa, nach de Bary). Auch die bei manchen Pflanzen mit spaltenförmigen Tüpfeln versehenen Ersatzfasern wären hier noch zu nennen. Indem in den letztgenannten Fällen die mechanischen Leistungen der betreffenden Elementarorgane jedenfalls zu einer bloßen Nebenfunktion herabsinken, bilden diese Zellen den Übergang zum typischen, relativ dünnwandigen Holzparenchym. — Es möge nun auch die vorstehend geschilderte Reihe von Übergangsformen tabellarisch zusammengestellt werden:

Bezeichnung der Formen.	Hauptfunktion.	Nebenfunktion.
1. Libriformfasern mit abgestorbenem Plasmakörper	Festigung	—
2. Libriformfasern mit lebendem Plasmakörper		
a) ungefächert	Festigung	Speicherung und Leitung von Kohlehydraten
b) gefächert		

Bezeichnung der Formen.	Hauptfunktion.	Nebenfunktion.
3. Zellen, die halb Libriform-, halb Ersatzfasern sind	Kein Unterschied zwischen Haupt- und Nebenfunktion	
4. Dickwandige Holzparenchymzellen	Speicherung und Leitung von Kohlehydraten	Festigung
5. Ersatzfaserzellen mit spaltenförmigen Tüpfeln	Speicherung und Leitung von Kohlehydraten	Festigung
6. Dünnwandige Holzparenchymzellen	Speicherung und Leitung von Kohlehydraten	—

Wie die beiden besprochenen anatomisch-physiologischen Übergangsreihen im Laufe der phylogenetischen Entwickelung allmählich entstanden sind, ist kaum mehr mit Sicherheit festzustellen. Als sich in der Phylogenie der höher entwickelten Pflanzen das sekundäre Dickenwachstum einstellte, da war die primäre Gewebedifferenzierung aller Wahrscheinlichkeit nach schon so weit fortgeschritten, daß spezifisch-mechanische, wasserleitende und kohlehydrateleitende und -speichernde Elementarorgane gebildet wurden. Es ist deshalb eine nicht unberechtigte Annahme, daß nach Eintritt des Dickenwachstums im sekundären Holzkörper von Anfang an die genannten drei Haupttypen von Elementarorganen vertreten waren, und daß dann später sowohl mechanische Elemente zu Leitungszwecken, wie auch stoffleitende Elemente zu mechanischen Zwecken herangezogen wurden und eine dementsprechende histologische Umgestaltung erfuhren[9]).

Im Anschluß an die Besprechung der längsverlaufenden Elementarorgane des Holzkörpers sind noch einige bloß auf bestimmte Familien beschränkte Vorkommnisse zu erwähnen. Im Holze der Papayaceen tritt ein reichlich entwickeltes Netz von Milchröhren auf, das sich zwischen die Zellen des Holzparenchyms verbreitet und überdies auch mit den Gefäßen in unmittelbare Berührung tritt. Bezüglich des Vorkommens von Sekretionsorganen und Exkretbehältern im Holz ist zu erwähnen, daß bei den Coniferen von Holzparenchym umgebene Harzkanäle, bei verschiedenen Leguminosen (Haematoxylon), Vitis u. a. Kristallbehälter vorhanden sind.

Das Gewebe der Holzmarkstrahlen charakterisiert sich bei weitaus den meisten Holzarten als Leitparenchym; die einzelnen Zellen sind im allgemeinen in radialer Richtung gestreckt, entsprechend der speziellen Aufgabe der Markstrahlen, den Stoffverkehr in radialer Richtung zu vermitteln. Die Zellwände sind gleich denen des Holzparenchyms mehr oder minder verdickt und verholzt, die Querwände reichlich getüpfelt. — Bei den Abietineen, speziell den Pinusarten, kommen außer den parenchymatischen Markstrahlzellen auch noch solche vor, die ihrem Bau und ihrer Funktion nach als Tracheiden zu bezeichnen sind (Fig. 280 *mt*). Ihre querleistenförmig verdickten Wände besitzen behöfte Tüpfel. Sie treten zumeist an den Rändern des Markstrahles auf und haben die Aufgabe, eine Wasserbewegung in radialer Richtung zu vermitteln. Bei den Dikotylen sind die mittleren Zellreihen des Markstrahls typisch entwickelt, d. h. radial gestreckt, und dienen in erster Linie der Leitung und Aufspeicherung von stickstofflosen Assimilaten; dies sind die sog. liegenden Markstrahlzellen. Die den oberen und unteren Rand des Markstrahles einnehmenden Zellen dagegen sind häufig durch größere Höhe und geringere

Länge ausgezeichnet und heißen stehende Markstrahlzellen. Sie vermitteln die Beziehungen des Markstrahles zu den angrenzenden Gefäßen und sind mit diesen durch große einseitige behöfte Tüpfel verbunden.

Die von de Bary als »lokale Hypertrophien der Markstrahlen« gekennzeichneten Markflecke, die konstant im Holze der Alnus- und Sorbusarten vorkommen und aus unregelmäßig polyedrischen Zellen mit getüpfelten Wänden bestehen, sind wohl in erster Linie als Speichergewebe aufzufassen. Hierfür spricht auch der Inhalt der Zellen, der vorzugsweise von Stärke und Gerbstoff gebildet wird. Inwiefern die Markflecke auch als Sekret- und Exkretbehälter fungieren oder pathologische Neubildungen sind, mag hier dahingestellt bleiben. Im Coniferenholz entstehen in ihnen öfters Harzgänge.

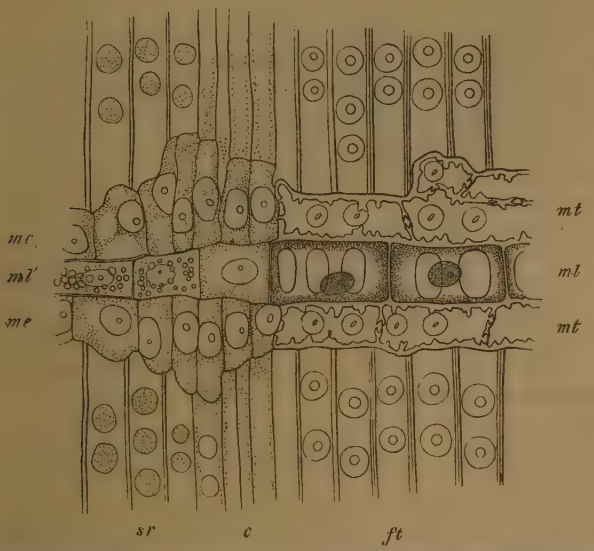


Fig. 280. Sekundärer Markstrahl eines Astes von Pinus Pumilio (Anfang Juli). *me* eiweißreiche Zellen des Rindenmarkstrahles. *mt* Tracheiden des Holzmarkstrahles. *mt'—ml* leitparenchymatische Zellreihe des Markstrahles. *sr* Siebröhren. *c* Cambium. *ft* Fasertracheiden.

Am Schlusse dieses Kapitels ist noch das Durchlüftungssystem des Holzkörpers in Kürze zu besprechen. Dasselbe begleitet als ein zusammenhängendes Netz von engen, lufterfüllten Interzellulargängen das gesamte Leitparenchym des Holzes. Im Markstrahlgewebe besteht es natürlich vorwiegend aus radialen Gängen, im Holzparenchym aus längsverlaufenden engen Kanälchen. Übrigens treten im Holze der Coniferen auch zwischen den Fasertracheiden lufterfüllte Interzellularen auf, die nach Russow bei den Cupressineen und Araucarieen besonders zahlreich und verhältnismäßig weit sind. — Die Interzellulargänge der Markstrahlen zeigen zwei, in funktioneller Hinsicht besonders interessante Eigentümlichkeiten, deren Kenntnis wir gleichfalls Russow verdanken[10]). Wenn die Markstrahlzellen verdickte Wände besitzen, was ja der

gewöhnliche Fall ist, so werden diese letzteren auch dort, wo sie an die Interzellularräume grenzen, von Tüpfelkanälen durchsetzt (Larix, Quercus, Fagus, Ulmus, Salix, Populus, Cytisus Laburnum u. a.). Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß diese gegen die luftgefüllten Interzellulargänge orientierten Tüpfelkanäle Durchlüftungszwecken dienen; es wäre dies demnach bis jetzt der einzige sichergestellte Fall, in dem die Tüpfelkanäle ausschließlich dazu bestimmt sind, den Gasaustausch zu vermitteln. — Die zweite in physiologischer Hinsicht bedeutungsvolle Eigentümlichkeit der Markstrahlinterzellularen des Holzes besteht darin, daß sie sich ununterbrochen durch den Verdickungsring hindurch bis in die Interzellularen der Rindenmarkstrahlen fortsetzen und schließlich in das Durchlüftungssystem der Rinde ausmünden. Da nun das letztere durch die Lenticellen mit der äußeren Atmosphäre kommuniziert, so gilt das gleiche auch für das Durchlüftungssystem des Holzes. Klebahn hat diese Folgerung auch experimentell bestätigt; von einem etwa 10 cm langen Zweige von Berberis wurde nahe dem unteren Ende ein 2 cm hoher Rindenring bis auf das Holz entfernt und dann die bloßgelegte Partie gleich dem oberen Ende des Zweiges luftdicht verkittet. Die in das untere Zweigende bei Anwendung eines Druckes von 14 cm Quecksilber eingepreßte Luft trat aus den Lenticellen des oberen Rindenteiles wieder aus. Da wegen des niederen Druckes an einen Gasdurchtritt durch die Membranen nicht gedacht werden kann, so beweist dieser Versuch die Möglichkeit eines direkten Gasverkehrs zwischen der äußeren Luft und dem Durchlüftungssystem des Holzes. Wie Klebahn ferner gezeigt hat, setzen sich die Markstrahlinterzellularen bei einer Anzahl von Holzgewächsen, welche der Lenticellen entbehren, durch das Periderm in radialer Richtung fort und vermitteln so die Kommunikation mit der Außenluft. Hierher gehören die Vitisarten, Lonicera Periclymenum, Clematis Vitalba, Philadelphus coronarius.

2. Die Anordnung der Gewebe des Holzkörpers.

Wenn wir die Verteilung und Anordnung der Elementarorgane des Holzes einer Betrachtung unterziehen, so haben wir uns die Frage vorzulegen, inwiefern 1. diese Anordnung eine bloß geometrische, bzw. mechanische Folge des Dickenwachstums und seiner Begleiterscheinungen ist, und 2. in welcher Weise jene Anordnung von der Funktion der Elementarorgane abhängt und von ihr beherrscht wird.

Im nachstehenden soll zunächst der erste Teil dieser Doppelfrage seine Beantwortung finden. Ursprünglich sind die jungen Elemente des sekundären Holzes, sowie die der Rinde, in radialen Reihen angeordnet. Wenn nun diese Elemente bei ihrem Übertritt ins Dauerstadium nur in radialer Richtung wachsen, ihre tangentiale Ausdehnung dagegen gar nicht ändern, so bleibt die radiale Anordnung selbstverständlich auch späterhin erhalten. Dies gilt z. B. in der Regel fürs Holzparenchym, wenn es in größeren Massen auftritt, für die Tracheiden und die Markstrahlen. Ebensowenig geht die Anordnung in radiale Reihen dann verloren, wenn die Endflächen der im Längenwachstum begriffenen Elemente nur gegen die Radialebenen geneigt sind und die Zellenden sich dementsprechend zwischeneinander schieben. Aus diesem Grunde sind die Faser-

tracheiden des Coniferenholzes stets regelmäßig radial gereiht; auch das Libriform des Dikotylenholzes zeigt sehr oft das gleiche Verhalten, so z. B. bei Viburnum Opulus, Nerium Oleander, Laurus nobilis, Aesculus Hippocastanum, Paulownia imperialis u. a. — Die ursprünglich radiale Anordnung der Elemente erfährt aber häufig auch beträchtliche Störungen, oder sie wird ganz verwischt. Die Ursache hiervon ist entweder eine bedeutende Zunahme der Weite einzelner Elemente während ihres Übertrittes in das Dauerstadium, wie z. B. bei allen großen Gefäßen, die ihre Nachbarelemente teils verschieben, teils zusammendrücken, ja selbst ganz verdrängen; oder die Ursache jener Störungen ist darin zu suchen, daß sich die in die Länge wachsenden Elemente in verschiedenen Richtungen zwischeneinander schieben; so verhalten sich z. B. die Libriformzellen von Ulmus suberosa, Morus alba, Celtis australis, Cornus sanguinea, Cytisus Laburnum und anderen Leguminosen. In beiden Fällen findet also ein ausgiebiges gleitendes Wachstum statt.

Wichtiger als die soeben geschilderten Verhältnisse ist für uns der Zusammenhang, welcher zwischen der Verteilung der Elementarorgane des Holzes und ihrer physiologischen Funktion besteht. In dieser Hinsicht muß man sich vor allem gegenwärtig halten, daß im Holzkörper zwei verschiedene Gewebesysteme auftreten; die nächstliegende und wichtigste Forderung, die ihre Anordnung zu erfüllen hat, wird demnach die sein, daß sich diese beiden Gewebesysteme gegenseitig in ihren Funktionen möglichst wenig behindern. Da nun sowohl das mechanische wie auch das Leitungssystem auf Grund ihrer Funktionen vor allem eine ununterbrochene Kontinuität beanspruchen, so ist es klar, daß die wechselseitige Durchdringung von Stereom und Mestom zu keiner Zerreißung dieser Gewebesysteme führen darf. Die ein Maschenwerk bildenden Stereomstränge dürfen in ihrem Längsverlaufe keine Unterbrechungen erfahren, und ebensowenig darf irgendwo eine vollständige Isolierung von stoffleitenden Elementarorganen eintreten. Zu jeder Tracheide, jedem Gefäße, so wie auch zu jeder Zelle des Holzparenchyms und der Markstrahlen muß eine direkte Stoffzufuhr möglich sein; eine Holzparenchymzelle oder Tracheide, ringsum von mechanischen Fasern umgeben, wäre vollkommen funktionsunfähig.

Die Kontinuität des Leitungssystems im Holze der Dikotylen ist namentlich von Troschel und später von Fr. W. Krah zum Gegenstand eingehender Untersuchungen gemacht worden[11]). Die beiden genannten Autoren haben gezeigt, daß die vom anatomisch-physiologischen Standpunkt aus erhobene Forderung der Kontinuität des Mestoms vom Holzkörper der dikotylen Laubbäume in sehr vollkommener Weise erfüllt wird. Diese Kontinuität macht sich in dreifacher Hinsicht geltend: 1. durch den longitudinalen Zusammenhang und die seitliche Kommunikation der Gefäße und Tracheiden; 2. durch den in longitudinaler und tangentialer Richtung stattfindenden Anschluß des Holzparenchyms an die Markstrahlen; und 3. durch den gleichfalls stets nachweisbaren Zusammenhang des Leitparenchyms (Holzparenchym und Markstrahlen) mit den Gefäßen.

Was den ersten dieser drei Punkte betrifft, so ist zu betonen, daß abgesehen von dem selbstverständlichen Zusammenhang in longitudinaler Richtung die wasserleitenden Röhren auch in tangentialer Richtung miteinander kommuni-

zieren. Dies tritt in anatomischer Hinsicht namentlich dann hervor, wenn das Wasserleitungssystem des Holzes teilweise oder ausschließlich aus Fasertracheiden besteht; ihre Hoftüpfel treten hauptsächlich an den radialen Wänden auf, woraus hervorgeht, daß die Wasserleitung in tangentialer Richtung so sehr als möglich erleichtert werden soll. Es liegt dies auch im Interesse des Baumes; denn wenn der Stamm auf irgendeiner Seite verletzt und der Wasserstrom unterbrochen wird, oder wenn das Wurzelsystem eine ungleiche Ausbildung zeigt, so werden die Folgen der ungleichen Wasserzufuhr, die sich in der Ausbildung der Krone äußern müßten, durch die leichte Beweglichkeit des Wassers in tangentialer Richtung fast gänzlich aufgehoben. Wir begegnen demnach im Bau des Holzkörpers ähnlichen Einrichtungen, wie beim primären Bündelverlaufe. Dort sind es die Hoftüpfel der radialen Wandungen, hier die tangential verlaufenden Bündelanastomosen, die dem vorhin erwähnten Zwecke dienen.

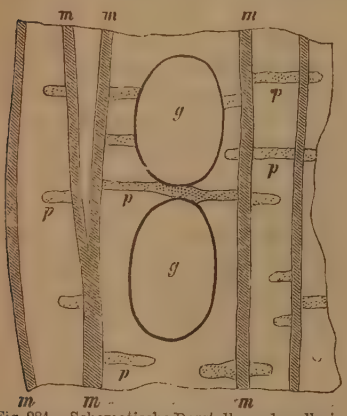


Fig. 281. Schematische Darstellung des allseitigen Zusammenhanges der Hadromelemente im Holze von Casuarina. *g g* Gefäße. *m m* Markstrahlen. *p p* Holzparenchymlamellen. Alle Zwischenräume werden von mechanischen Zellen (Libriform) ausgefüllt. (Nach Wiesner.)

Wir wenden uns jetzt dem zweiten Punkte zu, d. i. dem Zusammenhang zwischen Holzparenchym und Markstrahlen. Doch haben wir vorerst noch einiges über die Größenverhältnisse letzterer einzuschalten. Im einfachsten Fall ist der Markstrahl bloß eine Zellage breit und hoch, d. h. eine einfache Zellreihe; viel häufiger sind schon jene Markstrahlen, die auf Tangential- und Querschnitten zwar gleichfalls nur einreihig sind, deren Höhe dagegen mehrere Zellen beträgt; hierher gehören z. B. die Markstrahlen der meisten Coniferen. Im übrigen schwankt die Höhe und Breite der Markstrahlen zwischen weiten Grenzen; breitere Strahlen sind natürlich stets mehr- bis vielreihig, und auch die Höhe der Strahlen kommt oftmals durch eine beträchtliche Anzahl von Zellen zustande. Je schmäler und niedriger die Markstrahlen eines Holzes sind, desto zahlreicher treten sie im allgemeinen auf, ein Verhältnis, welches physiologisch keiner weiteren Erörterung bedarf.

Die von den Markstrahlen, speziell den liegenden Markstrahlzellen, repräsentierten radialen Leitungsbahnen werden von Holzparenchym in tangentialer wie in longitudinaler Richtung miteinander in Verbindung gesetzt. Mehr oder minder breite tangentiale Binden aus Holzparenchym erstrecken sich von Markstrahl zu Markstrahl (Fig. 281), und die besonders reiche Tüpfelung der radialen Wände deutet an, daß in diesen Binden die Stoffleitung nicht bloß die longitudinale, sondern erforderlichenfalls auch die tangentiale Richtung einschlägt. Wenn auf einem bestimmten Querschnitt einzelne kurze Binden bloß auf einer Seite sich an einen Markstrahl lehnen (Fig. 281) oder auch auf keiner Seite sich mit einem solchen in Verbindung setzen, so darf man sicher sein, daß bei der in verschiedenen Höhen wechselnden Lage der Markstrahlen die betreffenden Binden in einer höheren oder tieferen Querschnittsebene eine Brücke

zwischen zwei Markstrahlen bilden. Ebenso ist die Isolierung einzelner Holzparenchymzellreihen nur eine scheinbare. Verfolgt man sie, wie dies Krah und Troschel getan, in ihrem Längsverlaufe, so sieht man deutlich, wie sich die Parenchymzellreihe an einzelne Markstrahlen seitlich anlegt oder sie ununterbrochen durchzieht. In solchen Fällen wird durch das Holzparenchym eine longitudinale Verbindung zwischen den Markstrahlen hergestellt. Wir sehen also, daß das gesamte Leitparenchym des Holzes zwar nicht in jeder Querschnittsebene, dagegen stets im Raum ein zusammenhängendes System bildet.

Wir haben jetzt noch den Zusammenhang des Holzparenchyms und der Markstrahlen mit den Gefäßen zu besprechen. Bezüglich des Holzparenchyms lassen sich in dieser Hinsicht zwei Haupttypen unterscheiden. Wenn es in Form von tangentialen Binden auftritt, so lehnen sich die Gefäße an diese Binden an oder erscheinen in sie eingebettet. Sanio spricht in diesem Falle von »metatrachealem« Parenchym (Fig. 283; Acacia albicans, Celtis trinervia, Ficus elastica, Magnolia grandiflora, Castanea vesca, Juglans regia, Quercus pedunculata u. a.). Dem zweiten Haupttypus gehören jene Fälle an, in denen

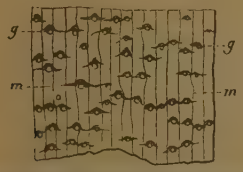


Fig. 282. Querschnitt durch das Holz von Copaifera bracteata Benth. (Amarantholz). *m m* Markstrahlen. *g g* Gefäße, nach der Rindenseite hin von Holzparenchym umgeben. (Lupenansicht.) (Nach Wiesner.)

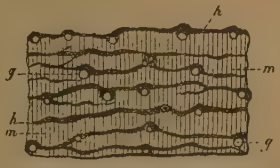


Fig. 283. Querschnitt durch das Holz von Pterocarpus santalinus (Sandelholz). *m m* Markstrahlen. *g g* Gefäße. *h h* Holzparenchym. (Lupenansicht.) (Nach Wiesner.)

das Holzparenchym, ohne tangentiale Schichten zu bilden, die Gefäße ganz oder teilweise umgibt: Sanios »paratracheales« Parenchym (Fig. 282; Acacia Sophora und floribunda, Caesalpinia echinata, Capparisarten u. a.). Da sich diese beiden Anordnungstypen in der verschiedenartigsten Weise kombinieren und ineinander übergehen können, so kommt auf diese Weise eine große Mannigfaltigkeit der Querschnittsbilder zustande, welche Krah durch Aufstellung zahlreicher Untertypen systematisch zu ordnen versucht hat.

Den Zusammenhang der Markstrahlen mit den Gefäßen und Tracheiden hat namentlich Paul Schulz[12]) genauer studiert. Wie bereits oben erwähnt wurde, trifft man in den Markstrahlen vieler Abietineen zweierlei Zellen an: gewöhnliche Markstrahlzellen (Leitparenchym) und wasserleitende Tracheiden. Daß nun die letzteren mit den längsverlaufenden Fasertracheiden durch behöfte Tüpfel kommunizieren, ist ohne weiteres verständlich und entspricht der geforderten Kontinuität des Wasserleitungssystems im Holze. Allein auch die typischen Markstrahlzellen stehen mit den angrenzenden Fasertracheiden durch mehr oder minder große Poren in Verbindung. Von besonderer Größe sind diese bei den Pinusarten, wo sie beinahe die ganze Breite der Markstrahlzellen einnehmen (Fig. 280 *ml*). Da diese großen Tüpfel die Festigkeit der Tracheidenwände bedeutend verringern, so wird die Gefahr des Eingedrückt-

werdens, welcher die abgestorbenen Tracheiden seitens der turgeszierenden Markstrahlzellen ausgesetzt sind, durch auffällige Querversteifungen beseitigt. Dieselben bestehen aus einem kurzen Mittelstück, das an seinen Enden je eine Scheibe trägt. Im Längsschnitt erscheint demnach die Versteifung in Form eines liegenden Doppel-T (⊢⊣), dessen seitliche Balken, d. h. die Scheiben, den Längswänden der Tracheiden angefügt sind.

Auch bei den Dikotylen treten die Markstrahlzellen mit den angrenzenden Gefäßen durch Tüpfel in Verbindung. Dies gilt besonders von den an den Rändern des Markstrahls befindlichen stehenden Markstrahlzellen, sofern solche überhaupt unterscheidbar sind. Die Tüpfel sind bei den Gattungen Salix und Populus von elliptischem Umriß und andeutungsweise behöft. Bei den Cupuliferen, denen sich zahlreiche andere Bäume und Sträucher anschließen, sind die Tüpfel einfach und wie bei Salix und Populus ziemlich groß. Noch bedeutendere Dimensionen zeigen sie bei Morus alba, Aristolochia Sipho, Vitis vinifera und Staphylea pinnata; ihr Durchmesser erreicht hier 0,01 bis 0,012 mm; sie stellen in der Flächenansicht nicht mehr Kreise oder Ellipsen, sondern langgezogene, unregelmäßige Figuren dar. Dagegen besitzen die Rosaceen, verschiedene Pomaceen und Leguminosen an den in Rede stehenden Wandungen einfache, kleine Tüpfel von regelloser Verteilung.

Wie haben wir nun den vorstehend geschilderten Zusammenhang zwischen Leitparenchym und Gefäßen (bzw. Tracheiden) physiologisch zu deuten? Aus den anatomischen Tatsachen geht so viel hervor, daß entweder das Holzparenchym und die Markstrahlen an der Leitung des Wassers, oder umgekehrt die Gefäße und Tracheiden an der Leitung der Kohlehydrate beteiligt sind; da sich diese beiden Beziehungen gegenseitig nicht ausschließen, so ist es immerhin möglich, daß sie in Wirklichkeit beide zur Geltung kommen. Was die eventuelle Beteiligung des Leitparenchyms an der Wasserleitung betrifft, so ist darauf schon im VII. Abschnitt hingewiesen worden. Hier wäre zunächst noch hinzuzufügen, daß die Herstellung des Blutungsdruckes in den Wasserleitungsröhren des Holzkörpers, der nicht nur in Wurzeln, sondern auch in Stämmen und Ästen entstehen kann, die unmittelbare Nachbarschaft der wasserleitenden Elemente mit lebenden Parenchymzellen zur notwendigen Voraussetzung hat. Mit dem Blutungssafte kann aber im Frühjahr, wenn sich die im Holzparenchym und in den Markstrahlen aufgespeicherte Stärke in Zucker verwandelt, auch dieser in das wasserleitende Röhrensystem osmotisch hineingepreßt werden und darin mit dem Transpirationsstrom in die wachsenden Sprosse gelangen. Daß die Gefäße verschiedener Bäume im Frühling tatsächlich mit zuckerhaltigem Saft erfüllt sind, ist ja schon längst zur Genüge bekannt. So enthält der Blutungssaft von Acer saccharinum nach Clark 3,57 %, von Acer platanoides nach Schröder 1,15—3,44 % Zucker[13]). Dieser kann selbstverständlich nur aus dem Holzparenchym und den Markstrahlen stammen, die im Winter als Speichergewebe für Stärke fungierten. So wie im Sommer das Wasser mit den gelösten Nährsalzen vom Parenchym der funktionierenden Wurzeln in das leitende Röhrensystem gepreßt wird und von hier aus als Transpirationsstrom in die assimilierenden Blätter gelangt, ebenso wird im Frühjahr gelöstes plastisches Baumaterial aus dem Holzparenchym und den Markstrahlen in das Wasserleitungssystem gepreßt, um darin viel

rascher, als es im Leitparenchym auf rein osmotischem Wege möglich wäre, den wachsenden Laub- und Blütensprossen zugeleitet zu werden. Wir haben es hier also mit einer Nebenfunktion des Wasserleitungssystems zu tun, die allein die so rasche Entfaltung der Laub- und Blütenorgane im Frühjahr ermöglicht.

Die Richtigkeit dieser bereits in der 1. Auflage dieses Buches bestimmt formulierten Ansicht ist später durch die eingehenden Untersuchungen A. Fischers[14]) bestätigt worden, der den Nachweis erbracht hat, daß bei der Mehrzahl unserer Laubbäume und Coniferen die Gefäße und Tracheiden im Frühjahr durch einen ansehnlichen Glukosegehalt ausgezeichnet sind. Schon während der Blutungsperiode findet eine starke Zunahme des Glukosegehaltes statt, der eine weitere Vermehrung folgt, wenn Anfang Mai die Reservestärke gelöst wird; jetzt sind die Gefäße am zuckerreichsten. Im Sommer geht dann der Glukosegehalt wieder zurück, doch sind die Gefäße auch noch im Winter glukosehaltig. Die Aufwärtswanderung der Glukose mit dem Transpirationsstrome suchte A. Fischer durch folgendes Experiment zu beweisen. Vierjährige blattlose Aststücke von Acer dasycarpum, deren gesamte Reservestärke in der zweiten Maihälfte in Glukose verwandelt war, wurden mit einer Schnittfläche in Wasser gestellt; in einem 16 cm langen Aststücke trat schon nach 17 Stunden unter der oberen Schnittfläche an der Markgrenze und in den Markstrahlen Stärkebildung auf, in einem 8 cm langen Stücke schon nach 5 Stunden. Das Resultat war das gleiche, auch wenn die Zweigstücke umgekehrt, mit dem basalen Ende nach oben, in Wasser gestellt wurden; es wird von Fischer so gedeutet, daß das emporsteigende Wasser aus der Basis des Aststückes Glukose mit emporführt. Da nun im oberen Teil ein Verbrauch derselben nicht erfolgt, so wandelt sie sich in transitorische Stärke um.

Da nach Th. Hartigs und Fischers Versuchen in der sekundären Rinde zwar eine Abwärtsbewegung, doch keine Emporwanderung von Kohlehydraten stattfindet, so nimmt Fischer an, daß die Gesamtmenge der im Holzkörper und auch in der Rinde abgelagerten Assimilate, sofern sie nicht zu Atmungs- und Wachstumszwecken an Ort und Stelle verbraucht werden, im Frühjahr mit dem Transpirationsstrom in den Gefäßen und Tracheiden emporgeführt wird. Die Beteiligung des Holzparenchyms an der Längsleitung der Kohlehydrate wird aber immerhin noch zu erwägen und durch neue Versuche näher zu beleuchten sein.

3. Der Jahresring.

In der gemäßigten Zone wird das Dickenwachstum der Bäume und Sträucher alljährlich durch die kalte Jahreszeit unterbrochen; der in einer Vegetationsperiode gebildete Zuwachs des Holzes, der sich von der vorausgegangenen und der ihm nachfolgenden Zuwachszone anatomisch meist deutlich abgrenzt, wird deshalb als Jahreszone oder Jahresring bezeichnet. Seine Grenzschichten werden Frühlingsholz und Herbstholz oder Frühholz und Spätholz genannt. Auch tropische Holzgewächse können Jahresringe entwickeln, namentlich dann, wenn durch Eintritt einer regelmäßigen Trockenperiode die Vegetation unterbrochen wird[15]).

Bei den vertikal aufrechten Stämmen und Ästen pflegt der einzelne Jahresring ringsum von gleicher Breite zu sein. Abweichungen von dieser Regel sind mit wenigen Ausnahmen auf äußere Einflüsse zurückzuführen. Schon im IV. Abschnitt wurde eines Versuches von Knight gedacht, der darin bestand, daß ein Apfelbäumchen durch entsprechende Fixierung vom Winde bloß in der Richtung von Nord nach Süd hin- und herbewegt werden konnte; die Folge war eine Förderung seines Dickenwachstums in dieser Richtung. Später haben auch andere Forscher, so Nördlinger, Metzger, R. Hartig und Fr. Schwarz auf die Beziehungen des exzentrischen Dickenwachstums zur herrschenden Windrichtung hingewiesen. Ein mechanischer Vorteil wird ferner erzielt, wenn, wie Ursprung beobachtet hat, an vertikalen Stämmen durch exzentrisches Dickenwachstum, bzw. durch ungleiche Breite der einzelnen Jahresringe, vorhandene Krümmungen möglichst rasch ausgeglichen werden.

Die ungleiche Dicke der aufeinander folgenden Jahresringe desselben Stammquerschnittes beruht in der Regel auf der Ungleichheit der allgemeinen Ernährungsverhältnisse in den betreffenden Wachstumsperioden, so daß z. B. ein Sommer, in dem die Laubkrone des Baumes durch Insektenfraß litt, im Holzkörper durch einen schmalen Jahresring angezeigt wird, während in Vegetationsperioden, die der Entwickelung der Laubkrone günstig waren, entsprechend breite Jahresringe sich ausbilden. Auf diese Weise kommt die ganze Wachstumsgeschichte der Krone in der wechselnden Breite der Jahresringe des Stammes zum Ausdruck.

Bei den schiefen und horizontalen Ästen und Wurzeln zeigt jeder einzelne Jahresring in der Regel eine ungleiche Ausbildung, indem er entweder auf der Oberseite des Astes oder der Wurzel breiter wird (Acer, Alnus, Carpinus, Corylus, Cytisus Laburnum, Fagus, Tilia, Robinia und zahlreiche andere Laubhölzer), oder auf der Unterseite im Wachstum gefördert ist (Coniferen, Buxus sempervirens, Viscum album)[16]). Im ersteren Falle spricht C. Schimper, der dieses exzentrische Dickenwachstum zuerst genauer studiert hat, von epinastischen, im letzteren Falle von hyponastischen Zweigen und Ästen. Wiesner hat für die in Rede stehenden Erscheinungen die Ausdrücke Epitrophie und Hypotrophie in Vorschlag gebracht.

Die entwickelungsphysiologischen Ursachen dieses ungleichen Wachstums der Ober- und Unterseite sind gegenwärtig noch nicht vollkommen aufgeklärt. Verschiedene Forscher führen es auf einen Einfluß der Schwerkraft zurück; andere machen das verschiedene Maß von Wärme, Licht und Feuchtigkeit, das Ober- und Unterseite des Astes empfangen, dafür verantwortlich. Am maßgebendsten dürfte unter den äußeren Einflüssen die mechanische Inanspruchnahme sein, indem an einem horizontalen oder schräg abstehenden Aste die Oberseite auf Zug, die Unterseite auf Druck beansprucht wird. Horizontale Bodenwurzeln zeigen nach Kny in der Regel nur dann exzentrisches Dickenwachstum, wenn sie vom Erdreich entblößt dem Einflusse der Atmosphäre ausgesetzt sind. Ihr Holzkörper verhält sich nun analog wie der der horizontalen Äste derselben Species und wird diesem auch hinsichtlich seines anatomischen Baues ähnlicher. — Von Wiesner wurde schließlich gezeigt, daß die einseitige Wachstumsförderung auch auf inneren Gründen beruhen kann. Zwingt man nämlich einen Seiten-

sproß der Tanne zu vertikaler Entwickelung, so wird trotzdem die morphologische Unterseite des Sprosses (die von der Mutterachse abgewendete Seite) im Dickenwachstum gefördert (Exotrophie).

Daß durch das epinastische oder hyponastische Dickenwachstum der Zweige und Äste ihre Biegungsfestigkeit in der Vertikalebene beträchtlich erhöht wird, habe ich schon in meiner »Botanischen Tropenreise« bei Besprechung des »Kandelaberbaumes« Garuga (einer Burseraceengattung) hervorgehoben (l. c. S. 91). Die Hauptäste sind hier in ihrem unteren bogig gekrümmten Teil auffallend stark vertikal abgeplattet; die mechanische Bedeutung dieser Erscheinung springt sofort ins Auge, denn wenn durch Bildung exzentrischer Jahresringe die Querschnittsform der Äste die einer vertikal stehenden Ellipse wird, so wird das Maß des Biegungsmomentes entsprechend größer. Durch die Untersuchungen Robert Hartigs, Metzgers, Sonntags, Ursprungs, Jaccards u. a. ist aber auch eine verschiedene Festigkeit und ein verschiedener Bau des Holzes der Ober- und Unterseite epinastischer und hyponastischer Äste erwiesen worden. Das Holz der Oberseite (bei Picea excelsa und anderen Coniferen das sog. Weißholz) ist hauptsächlich zugfest, das Holz der Unterseite dagegen (das Rotholz der Coniferenäste) druckfest. Im zugfesten Weißholz der Coniferenäste sind die spaltenförmigen Poren der Hoftüpfel kürzer und steiler als im druckfesten Rotholz. Die Zellwände sind im letzteren stärker verholzt als im ersteren. Das hauptsächlich zugfeste Holz der Laubbäume zeichnet sich durch längere Holzfasern (Jaccards »Zugfasern«), geringere oder fehlende Verholzung ihrer sekundären Verdickungsschichten, durch eine geringere Anzahl von Gefäßen und häufig auch durch eine stärkere Entwickelung der Markstrahlen aus. Wie Metzger und Jaccard[17]) gezeigt haben, läßt sich derart gebautes zugfestes Holz durch Biegung von Stämmen und Ästen auf der Konvexseite künstlich hervorrufen. Sein Auftreten auf der Oberseite horizontaler oder auch schräger Äste wird also entwickelungsmechanisch durch die Schwerkraft und die meist schräg von oben einfallenden Luftstöße bedingt, die die Äste abwärts biegen. — Die auffallende Erscheinung, daß die Nadelhölzer ihr Holz hauptsächlich auf der Druckseite, die Laubhölzer auf der Zugseite der horizontalen Äste anbringen, oder mit anderen Worten, daß die Nadelhölzer hyponastische, die Laubhölzer epinastische Äste besitzen, wird von Metzger in folgender Weise zu erklären versucht. Er nimmt an, daß die Nadelhölzer mehr befähigt sind, druckfestes Holz zu bilden, während die Laubhölzer hauptsächlich zugfestes Holz zu erzeugen vermögen. Diese Fähigkeit sollen die Laubhölzer von ihren Vorfahren ererbt haben, die als Lianen mit zugfesten Stämmen und Zweigen sich auf die säulen- und biegungsfesten Stämme und Äste der Coniferen stützten. Dieser Erklärungsversuch erscheint etwas weit hergeholt und wird von Jaccard lebhaft angefochten. Der in Rede stehende Unterschied zwischen Laub- und Nadelhölzern muß demnach wohl als derzeit unverständlich bezeichnet werden.

In noch viel höherem Maße als das epinastische oder hyponastische Dickenwachstum der Zweige und Äste ist auch die so enorme Epinastie der Bretterwurzeln vieler tropischer Bäume (Ficusarten, Sterculia, Canarium commune, Parkia africana u. v. a.) eine zweckmäßige Erscheinung, da sie die bretterförmige Gestalt dieser als mächtige Versteifungsplatten des Stammes dienenden Wurzeln herbeiführt. Ein von mir aus Buitenzorg mitgebrachter Querschnitt einer Bretter-

wurzel von Parkia africana ist 104 cm hoch, das organische Zentrum der Wurzel ist von der unteren Kante bloß 12 cm, von der oberen 92 cm weit entfernt (Fig. 284). Im Bereich der ersten 12 Jahresringe ist die Epinastie noch wenig ausgeprägt (Gesamtdicke oben 9 cm, unten 6,5 cm). Mit dem 13. Jahresringe beginnt aber das enorme Dickenwachstum der oberen Wurzelkante; derselbe ist oben 40 mm, seitlich 5 mm und unten bloß 2,5 mm breit. Die größte Dicke zeigen oberseits der 15. und 19. Jahresring (57 mm, bzw. 60 mm). Bemerkenswert ist, daß sich vom 15. Jahresring an auch Hyponastie einstellt, die allerdings gegenüber der fortdauernd mächtigen Epinastie kaum in Betracht kommt. Es fragt sich, ob sie im vorliegenden Fall überhaupt ein normaler Wachstumsvorgang war. Auch läßt sich an dem besprochenen Querschnitte nicht entscheiden, ob bei so stark exzentrischem Dickenwachstum sämtliche Jahresringe ringsum geschlossen sind, oder ob sie sich nicht zum Teil nach unten zu auskeilen. Daß die Bretterwurzeln epinastisch und nicht hyponastisch sind, ist, wie Ursprung bemerkt hat, deshalb von Vorteil, weil bei dieser Art des exzentrischen Dickenwachstums der Bodendruck nicht in Betracht kommt und weil es für die Aussteifung des Stammes günstiger ist, wenn sich die stützenden Bretter über dem Boden als in demselben befinden.

Fig. 284. Querschnitt durch eine Bretterwurzel von Parkia africana, ungefähr $^1/_6$ der natürlichen Größe. (Vgl. den Text.)

Die mehr oder minder deutliche Abgrenzung der Jahresringe auf dem Stammquerschnitt beruht auf dem ungleichen Bau des Frühlings- und Herbstholzes. Diese Ungleichheit kann auf zweierlei Art zustande kommen: 1. durch eine verschiedene Verteilung der Elementarorgane im Jahresring und 2. durch eine verschiedene Form und Ausbildung der gleichnamigen Gewebselemente im Frühlings- und Herbstholz. Sehr häufig kombinieren sich diese beiden Momente.

Das Frühlingsholz ist in der Regel reicher an Gefäßen und Tracheiden als das Herbstholz. Hierzu kommt meist noch die um vieles größere Weite der Gefäße, so daß der poröse lockere Bau des Frühlingsholzes schon hierdurch seine Erklärung findet. Überdies sind die Elemente des Frühlingsholzes gewöhnlich dünnwandiger, als die des Herbstholzes, ein Unterschied, der um so auffälliger sich geltend macht, als im Herbstholze die radialen

Durchmesser der Elemente meist ansehnlich verkürzt sind, so daß eine tangentiale Abplattung der letzteren zustande kommt (Fig. 285, 286). Je gleichartiger der Bau des Holzes in bezug auf seine Elementarorgane ist, desto deutlicher treten die angeführten Unterschiede hervor; so z. B. bei den Coniferenhölzern. In einem 30jährigen normal gewachsenen Stamme von Pinus silvestris war nach Mohl der radiale Durchmesser der Fasertracheiden des Frühlingsholzes im Durchschnitt 3,6mal so groß, als der gleiche Durchmesser der Herbstholztracheiden. Die Abplattung der letzteren, ausgedrückt durch das Verhältnis des radialen zum tangentialen Durchmesser, betrug im Durchschnitt 2:5, und die Wanddicke im Herbstholz belief sich auf das 1,6fache der Wanddicke im Frühlingsholz. In ersterem wiegt die mechanische, in letzterem die wasserleitende Funktion der Fasertracheiden vor.

Durch verschiedene histologische Einrichtungen ist dafür gesorgt,

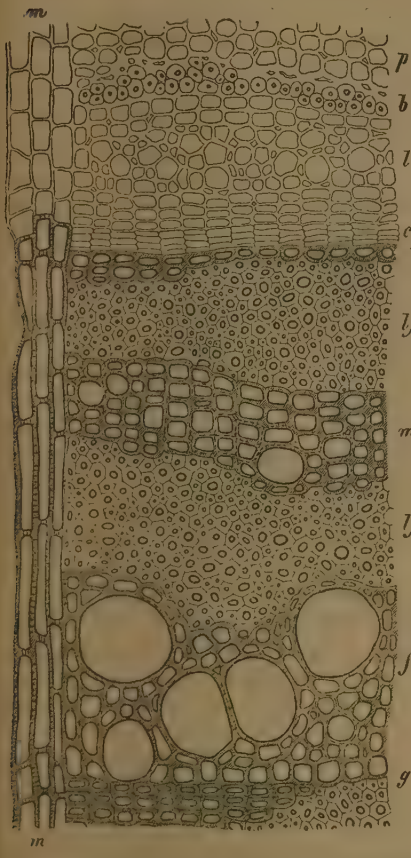


Fig. 285. Teil eines Querschnittes durch Holz und Rinde eines 12jährigen Astes von Cytisus Laburnum (Ende Oktober). *g—c* jüngster Jahresring. *fh* Frühlingsholz desselben mit großen Gefäßen; darunter vorjähriges Herbstholz mit tangential abgeplatteten Holzparenchymzellen.

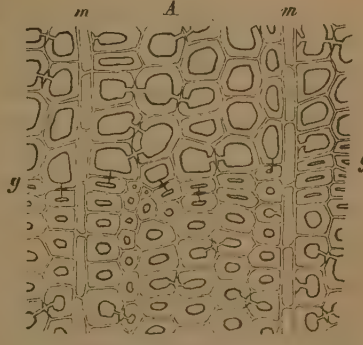


Fig. 286. Querschnitt durch das Holz von Taxus baccata. *g—g* Grenze zwischen Herbst- und Frühlingsholz. *m* Markstrahlen.

daß die stoffleitenden Elemente der aufeinander folgenden Jahresringe in radialer Richtung miteinander kommunizieren. Bei den Gymnospermen treten an der Jahresringgrenze auch an den tangentialen Wänden der Tracheiden Hoftüpfel auf (Fig. 286); bei Pinus, wo solche Tangentialtüpfel fehlen, besorgen die Tracheiden der Markstrahlen die Wasserleitung in radialer Richtung. Bei den Dikotylen erfolgt nach Gnentzsch und Strasburger der Anschluß der Wasser-

leitungsröhren aufeinander folgender Jahresringe entweder in der Weise, daß sich im Herbstholz vereinzelte enge Gefäße direkt an die neuen Gefäße des Frühlingsholzes anlegen, oder die Verbindung der Gefäße verschiedener Jahresringe wird durch radiale Tracheidenreihen hergestellt; zuweilen läßt sich auch beides beobachten. Die Kommunikation wird aber stets durch Hoftüpfel, niemals durch wirkliche Poren vermittelt. Nach Gnentzsch steht auch das Holzparenchym benachbarter Jahresringe in radialer Verbindung.

Zahlreich sind die Versuche, die Jahresringbildung entwickelungsphysiologisch zu erklären, die wirkenden Ursachen dieser Erscheinung festzustellen[18]). Sachs und de Vries haben den Unterschied im Bau des Herbst- und Frühlingsholzes auf ein verschiedenes Maß der tangentialen Rindenspannung zurückzuführen versucht, eine Annahme, die von Krabbe durch den experimentellen Nachweis widerlegt worden ist, daß die tangentiale Rindenspannung und mithin auch der Radialdruck der Rinde im Herbst annähernd ebenso groß ist, als im Frühjahr. Russow hat die Vermutung geäußert, daß größerer oder geringerer Turgor die Ursache der verschiedenen Ausbildung von Frühlings- und Herbstholz sei; dementgegen lehrten plasmolytische Versuche von Wieler, daß der osmotische Druck zur Zeit der Herbstholzbildung in den Jungholzzellen nicht geringer ist, als zur Zeit der Frühlingsholzbildung. R. Hartig und Wieler suchten dann die Jahresringbildung auf Ernährungsvorgänge zurückzuführen, wobei sie aber zu gerade entgegengesetzten Anschauungen gelangten: R. Hartig erklärt das Herbstholz für besser ernährt als das Frühlingsholz, während Wieler annimmt, daß schlechte Ernährung und geringere Wasserzufuhr die Bildung von Herbstholz begünstigen. Auch Lutz ist teilweise dieser Ansicht, indem er behauptet, daß bei der Kiefer ein hoher Wassergehalt der Rinde und Jungholzregion die »Ursache« der Bildung von Frühlingsholz sei.

Eine entwickelungsphysiologische, bzw. entwickelungsmechanische Erklärung der Jahresringbildung halte ich mit Krabbe und Jost derzeit für unmöglich. Die verschiedene Ausbildung von Frühlings- und Herbstholz ist in dieser Hinsicht mit anderen, periodisch wechselnden Wachstumserscheinungen auf gleiche Stufe zu stellen, in deren Mechanik uns vorläufig nicht der geringste Einblick gegönnt ist.

Eine andere Frage ist es natürlich, ob der verschiedene Bau von Frühlings- und Herbstholz vom Nützlichkeitsstandpunkt aus einer Erklärung zugänglich ist[19]). Nach dem, was wir bis jetzt über die Funktion der Elementarorgane des Holzes wissen, dürfte auf diese Frage eine bejahende Antwort zu geben sein. In jedem Jahre vergrößert sich die transpirierende Laubkrone des Baumes. Als nächstes Bedürfnis nach dem Wiedererwachen der Vegetation im Frühjahr stellt sich demnach eine Vermehrung der Wasserleitungsbahnen heraus. Diesem Bedürfnis wird im Frühjahr und Frühsommer durch die Bildung des gefäßreichen Frühlingsholzes entsprochen. Wenn dann in den heißesten Sommermonaten, im Juli und August, die Transpiration der Laubkrone ihr Maximum erreicht, dann ist die Vermehrung der Leitungsbahnen des Wassers bereits erfolgt, die neuen Gefäße sind schon funktionstüchtig geworden. Nunmehr kann die Pflanze auf die Erhöhung der Festigkeit ihres Stammes bedacht sein; Libriformstränge werden gebildet, und im Herbstholz wird durch die

tangentiale Abplattung seiner Elemente und durch die Verdickung der Wandungen der mechanisch wirksame Teil des Jahresringquerschnittes möglichst vergrößert.

Diese anatomisch-physiologische Erklärung der Jahresringbildung habe ich mit den vorstehenden Worten bereits in der 1. Auflage dieses Werkes mitgeteilt. Später haben auch R. Hartig und Strasburger sich zu der gleichen Ansicht bekannt. Fr. Schwarz kommt auf Grund zahlreicher Messungen an den Stammscheiben von Pinus silvestris zu dem sehr bemerkenswerten Ergebnis, daß »tatsächlich eine den mechanischen Anforderungen in weitgehendem Maß entsprechende Verteilung und quantitative Ausbildung des Spätholzes« besteht. Bei einseitiger mechanischer Inanspruchnahme wird auf der Druckseite nicht nur das Dickenwachstum überhaupt gefördert, auch die Breite der Spätholzzone jedes Jahresringes wird im Verhältnis zur Breite der Frühholzzone ansehnlich größer.

Daß die Bildung von Frühlings- und Herbstholz mit seinen charakteristischen Unterschieden tatsächlich ein im Haushalt der ganzen Pflanze begründeter Vorgang ist, ergibt sich auch aus der bisweilen zu beobachtenden Verdoppelung des Jahresringes, welche bereits von Unger und in neuerer Zeit von Kny, Wilhelm und Jost[20]) studiert wurde. Eine solche Verdoppelung des Jahresringes, d. h. die Bildung zweier mehr oder minder deutlich abgegrenzter Zuwachszonen in einer Vegetationsperiode, tritt in der Regel dann ein, wenn durch Frost, Insektenfraß oder andere schädliche Einflüsse das junge Laub eines Baumes vernichtet wird und noch in der nämlichen Vegetationsperiode die Wiederbelaubung des Baumes durch Entfaltung der für das nächste Jahr bestimmt gewesenen Knospen erfolgt. Es geht daraus, wie neuerdings Jost betont hat, mit Sicherheit hervor, daß zwischen Blattbildung, bzw. Knospenentfaltung und Jahresringbildung eine Korrelation besteht, welche selbstregulatorische Vorgänge ermöglicht. —

Zu den Dimensionsunterschieden der Elementarorgane, die im Bau des einzelnen Jahresringes die Differenzierung in Früh- und Spätholz mitbedingen, kommen nun noch weitere Größenunterschiede in den aufeinander folgenden Jahresringen: die gleichnamigen Elemementarorgane nehmen in den aufeinander folgenden Jahresringen an Länge und Weite allmählich zu. Namentlich sind es die mechanisch wirksamen Elemente, seien es nun typische Libriformzellen oder Fasertracheiden, deren durchschnittliche Größe durch eine Reihe von Jahren beträchtlich zunimmt, bis schließlich eine bestimmte, von nun an konstant bleibende Größe erreicht ist. Diese allgemeine Regel erfährt in den verschiedenen Höhen des Stammes, in den Ästen, Zweigen und Wurzeln desselben Baumes eine verschiedene Durchführung, auf deren Einzelheiten in diesem Buche nicht näher eingegangen werden kann. Die zahlreichsten und sorgfältigsten Messungen wurden in dieser Hinsicht von Sanio[21]) angestellt, speziell an Pinus silvestris. So betrug beispielsweise die mittlere Länge der Fasertracheiden des Herbstholzes in einer 72jährigen Querscheibe ungefähr 12 m über dem Erdboden im ersten Jahresring 0,95 mm, im 17ten 2,74 mm, im 37ten 3,87 mm, im 39ten 4,00 mm, im 45ten 4,21 mm, im 72ten 4,21 mm. Im 45ten Jahresringe hatte also die Länge der Fasertracheiden ihre größte, von nun an konstant bleibende Zunahme erfahren. Diese größte Länge betrug

mehr als das Vierfache der Anfangslänge im ersten Jahresringe. Die mittlere Breite der Fasertracheiden betrug im ersten Jahresring 0,017 mm, im 72 ten 0,032 mm; auch sie hat also beträchtlich zugenommen.

In den Dikotylenhölzern zeigen die Libriformzellen die größte Längenzunahme. Die Gefäßglieder und Tracheiden verlängern sich weniger auffällig, und die Zellen des Holzparenchyms behalten ihre anfängliche Länge. So waren z. B. nach Sanio die Libriformfasern eines 130jährigen Stammes von Quercus pedunculata im ersten Jahresringe durchschnittlich 0,42, in den drei äußersten Ringen 1,22 mm lang. Die Anfangslänge der Tracheiden betrug 0,39 mm, ihre größte Länge 0,72 mm. Die Libriformfasern hatten sich also fast um das Dreifache, die Tracheiden nicht einmal um das Doppelte verlängert.

Auf die Längenzunahme der Holzelemente in den sukzessiven Zuwachszonen ist es wahrscheinlich zurückzuführen, daß der in den ersten Jahresringen zu beobachtende Längsverlauf der Elemente allmählich in eine tangentialschiefe Stellung übergeht. A. Braun[22]) hat diese schiefe Stellung, deren Zustandekommen übrigens noch nicht ganz aufgeklärt ist, bei 111 von 167 Arten gymnospermer und dikotyler Holzgewächse nachgewiesen. Der Winkel, unter dem die Fasern von der longitudinalen Richtung abweichen, beträgt nach A. Braun gewöhnlich bloß 4—5°; doch erreicht er bei einzelnen Hölzern auch namhaft höhere Werte: 10—20° bei Aesculus Hippocastanum, bis 30° bei Syringa vulgaris, bis 40° bei Sorbus aucuparia und als größte Abweichung bis 45° bei Punica Granatum.

Fragen wir nun schließlich nach dem Vorteil, welcher der Pflanze aus der besprochenen Längenzunahme der Holzelemente und aus der wahrscheinlich damit zusammenhängenden schrägen Faserung erwächst, so wird die Antwort hierauf schon durch den obenerwähnten Umstand nahegelegt, daß jene Längenzunahme vor allem die mechanisch wirksamen Elementarorgane des Holzkörpers betrifft. Daß die Widerstandsfähigkeit des Stereoms mit der Länge der mechanischen Zellen zunimmt, bedarf keiner näheren Ausführung. Doch auch der schräge Verlauf der Fasern wird wahrscheinlich die Festigkeit des Stammes erhöhen, da bei Biegungen desselben die schiefen Fasern der Zugseite nur von einer durch die Größe des Abweichungswinkels bestimmten Komponente der parallel zur Stammachse wirkenden Zugkraft auf Zerreißfestigkeit in Anspruch genommen werden, während die andere, senkrecht zum Faserverlauf gerichtete Komponente die mechanischen Zellen auf Schubfestigkeit beansprucht. So wiederholt der ganze Holzkörper mit seinem schrägen Faserverlauf im großen, was die einzelne, spezifisch mechanische Zelle mit dem schiefen Verlauf ihrer Molekularreihen im kleinen zeigt. —

Wir haben bisher die Dicke der Jahresringe und die Größenverhältnisse der Elementarorgane in gleicher Höhe, auf einem bestimmten Querschnitt des Stammes, betrachtet. Es fragt sich jetzt noch, welche Änderungen in der Zuwachsgröße, bzw. in der Dicke der Jahresringe in den verschiedenen Höhen des Stammes zu beobachten sind[23]). Schon H. v. Mohl hat aus seinen Messungen an verschiedenen Nadelholzstämmen den Schluß gezogen, daß die Dicke der Jahresringe von unten nach oben konstant zunimmt; an der Basis des Stammes sind die Jahresringe gleichfalls etwas breiter. Nach F. Schwarz, der hierüber bei Pinus silvestris zahlreiche Messungen angestellt hat, wies z. B.

bei einer ungefähr 30 m hohen Kiefer die mittlere Jahresringbreite in den Jahren 1885—1894 folgende Werte auf:

Stammhöhe:	0,3 m	1,4 m	5,5 m	19,9 m	24,1 m	26,2 m	28,4 m
Jahresringbreite:	1,14 mm	0,96 mm	0,83 mm	0,92 mm	1,10 mm	1,44 mm	1,35 mm.

Das Minimum der Jahresringbreite liegt nach Schwarz bei Pinus silvestris zumeist in einer Stammhöhe von 1,3—3,4 m, dann steigt die Jahresringbreite langsam bis in die obersten Teile der Achse hinauf, wo wieder eine Abnahme der Ringbreite eintritt.

Die allmähliche Zunahme der Jahresringbreite von unten nach oben entspricht dem Bedürfnis des Baumes, seinen Stamm zu einem »Träger von gleichem Widerstande« gegen die biegende Kraft des Windes zu gestalten[24]). Nachdem zuerst Schwendener auf diese Tatsache klar und bestimmt hingewiesen, hat Metzger durch zahlreiche Messungen der Stammquerschnittsradien an Fichten nachgewiesen, daß die Form des Stammes tatsächlich den Gleichungen der Mechanik für Träger gleichen Widerstandes mit kreisförmigem Querschnitt vollkommen entspricht. Auch die ausgedehnten Untersuchungen von Fr. Schwarz an Pinus silvestris führten zu demselben Ergebnis. — Was die größere Breite der Jahresringe an der Stammbasis betrifft, die hier einen wesentlich größeren Durchmesser bedingt, als ihn die Form eines idealen Trägers von gleichem Widerstand erfordern würde, so erklärt sich dieselbe daraus, daß die Stammbasis noch den besonderen Festigkeitsansprüchen zu genügen hat, die mit der festen Verankerung des Stammes im Erdreiche verbunden sind; Metzger vergleicht demnach die Basis des Stammes, den »Wurzelanlauf« in der Sprache des Forstmannes, mit einer festen Hülse, in der der übrige Stamm befestigt ist. Wenn dann ferner im obersten Teile des Stammes die Jahresringbreite wieder abnimmt, so erklärt sich dies offenbar daraus, daß in dem oberen Teil der Krone die Angriffsfläche des Windes von Quirl zu Quirl kleiner wird und mit dem geringeren Drucke die Beanspruchung des Stammes abnimmt.

Alles in allem ist also die wechselnde Breite der Jahresringe und die davon abhängige Querschnittsgröße des Stammes in den verschiedenen Höhen das Ergebnis einer sehr vollkommenen Anpassung an die mechanische Inanspruchnahme des Stammes durch die biegende Kraft des Windes.

Dieser Anschauungen gegenüber faßt Jaccard den Stamm nicht als Träger gleichen Widerstandes auf, sondern als einen »Schaft gleicher Wasserleitungskapazität«. Das Breiterwerden der Jahresringe nach oben zu soll ermöglichen, daß der astfreie Stamm von unten bis oben auf dem Querschnitt eine annähernd gleichgroße »wasserleitende Fläche« besitzt, oder mit anderen Worten, daß der Querschnitt der Strombahn überall gleich groß ist. Es kann nicht geleugnet werden, daß für eine geregelte Wasserleitung die überall gleiche Querschnittsgröße oder Strombahn von Vorteil sein wird; doch ist nicht außer acht zu lassen, daß eine Beschleunigung der Strömung die Folgen einer Einengung der Strombahn auszugleichen vermag. Auf diesen Punkt hat Jaccard keine Rücksicht genommen. Auch sind seine mechanischen Voraussetzungen gar zu willkürlich. Es liegt daher kein Grund vor, die von Schwendener und Metzger begründete Auffassung des Stammes als eines Trägers von gleichem Widerstande aufzugeben.

4. Normale Veränderungen in der Beschaffenheit des Holzes[25]).

Nur bei wenigen Laubbäumen zeigt das Holz auf dem ganzen Stammquerschnitte dieselbe Beschaffenheit wie die jüngeren Zuwachszonen; hierher gehören z. B. Acer pseudoplatanus und platanoides, Buxus sempervirens, Betula alba, Populus tremula. In der Regel grenzen sich aber die jüngeren Zuwachszonen als »Splint« sehr deutlich vom älteren »Kern« des Holzkörpers ab. Das Splintholz hat die gewöhnliche, weißlichgelbe Farbe des Holzes und besteht noch durchaus aus funktionierenden Elementarorganen. Doch ist selbst der Splint, wie R. Hartig, Wieler und Strasburger gezeigt haben, an der Wasserleitung nicht gleichmäßig beteiligt. Unter normalen Verhältnissen werden nur die äußersten Jahresringe zur Leitung des Transpirationsstromes benutzt; die inneren Teile des Splintes scheinen hauptsächlich zur Aufspeicherung von Wasser und Assimilaten zu dienen. Das dunkler gefärbte Kernholz hat nur mehr eine mechanische Funktion zu leisten. An der Stoffleitung und -speicherung ist es nicht mehr beteiligt. Die Lumina sämtlicher Formbestandteile sind denn auch von sehr verschiedenartigen organischen Substanzen ausgefüllt, welche auch die Zellmembranen infiltrieren. Zu diesen Stoffen gehören unter anderem die Farbstoffe gefärbter Hölzer, wie das Hämatoxylin des Blauholzes (Haematoxylon campechianum), das Brasilin des ziegelroten Sappanholzes (Caesalpinia Sappan), das Santalin des dunkelroten Sandelholzes (Pterocarpus santalinus), das Morin des echten Gelbholzes (Maclura aurantiaca) usw. Auch harz- und gummiartige Körper (Schutz- und Kerngummi) kommen häufig vor, und Sanio fand bei einer Reihe verschiedener Laubhölzer (Ailanthus, Prunus, Xanthoxylon, Gleditschia, Sorbus u. a.) anfangs farblose Substanzen, welche sich gegen alle Lösungsmittel in hohem Grade resistent erwiesen. Nach Gaunersdorfer sind den Substanzen, die das Kernholz imprägnieren, sehr häufig Gerbstoffe beigemengt. — Neben den angeführten organischen Körpern sind im Kernholze nicht selten auch anorganische Stoffe abgelagert. So enthalten nach Crüger die Lumina der Zellen und Gefäße der Crysobalanee Hirtella silicea, von Petraea volubilis und arborea, sowie die Gefäße des Teakholzes (Tectona grandis) beträchtliche Anhäufungen amorpher Kieselsäure. Von Molisch sind im Kernholze verschiedener Laubbäume (Ulmus campestris, Celtis orientalis, Sorbus torminalis, Fagus silvatica) oft sehr beträchtliche Ablagerungen von kohlensauerm Kalk nachgewiesen worden, und zwar hauptsächlich in den Gefäßen. Die Ausfüllung »ist meist eine so vollständige, daß man in der Achse gewöhnlich solide Abgüsse bemerkt, welche nicht nur die Form des Lumens, sondern auf ihrer Oberfläche auch einen genauen Abdruck von dem Relief der Wand erkennen lassen«. Die Ursache der Ablagerung des kohlensauern Kalkes erblickt Molisch in der geringen Leitungsfähigkeit des Kernholzes für Wasser.

Durch die besprochenen Veränderungen werden natürlich auch die physikalischen Eigenschaften des Holzes modifiziert. Das Kernholz ist dichter, härter und gewöhnlich auch fester als das Splintholz. Es ist leicht einzusehen, daß diese Eigenschaften, so wie sie den technischen Wert des Holzes bedingen, vor allem auch für die Pflanze selbst von großem Werte sind. Vom ökologischen

Standpunkte aus kann man deshalb nicht zustimmen, wenn de Bary sagt: »Die Bildung harten und dauerhaften Kernholzes ist aber nur ein Spezialfall des beginnenden Rückbildungsprozesses«. Man muß vielmehr die Entstehung typischen Kernholzes, das dem Splintholze nicht bloß in bezug auf seine mechanischen Eigenschaften überlegen, sondern infolge der Einlagerung obenerwähnter Substanzen auch gegen Verderbnis und Fäulnis besser geschützt ist, als einen normalen und günstigen Fortbildungsprozeß des Holzes betrachten. In ernährungsphysiologischer Hinsicht liegt zwar ein vollständiger Funktionsverlust vor, in mechanischer und ökologischer Hinsicht dagegen eine Steigerung der Funktionstüchtigkeit.

Bei manchen Bäumen, z. B. verschiedenen Weiden und der kanadischen Pappel, kommt es allerdings vor, daß das Kernholz weder durch seine Festigkeit noch durch Dauerhaftigkeit vom Splintholz verschieden ist. Solches Kernholz fällt der Zersetzung anheim, an der sich häufig Pilze beteiligen. Der Baum wird hohl. — Speziell in das Gebiet pathologischer Veränderungen gehört die Bildung von Kirschgummi im Holze der Amygdaleen, die sog. Gummosis.

III. Das sekundäre Dickenwachstum bei Monokotylen[26]).

Wie in der Einleitung zu diesem Abschnitte bereits erwähnt wurde, erfolgt bei der überwiegenden Mehrzahl der Monokotylen das Dickenwachstum ausschließlich in der Vegetationsspitze. Nach ihrer »Erstarkung« beginnt erst das eigentliche Längenwachstum des Stammes, dem bei verschiedenen Palmen noch eine sekundäre Erstarkung folgt (S. 608). Bloß bei den baumartigen Liliifloren (Aloe, Yucca, Dracaena, Cordyline, Aletris) und den Knollen der Dioscoreen findet auch sekundäres Dickenwachstum mit Neubildung von Geweben statt, welches von dem der Gymnospermen und Dikotylen in einigen Hauptpunkten abweicht.

In den Stämmen der eben erwähnten Liliifloren ist die primäre Anordnung der Gewebe die bei Monokotylen gewöhnliche. Der Bündelverlauf entspricht dem Palmentypus. Die Anlegung des Verdickungsringes erfolgt entweder schon dicht unter dem Stammscheitel (Yucca aloifolia, Aloe plicatilis, Beaucarnea tuberculata), bevor noch die primären Bildungsgewebe zu Dauergewebe geworden sind, oder sie geht in größerer Entfernung vom Stammscheitel vor sich, wo alle Gewebe des Querschnitts schon längst ihre vollständige Ausbildung erfahren haben; so bei den meisten Dracaenen. Die Mutterzellschicht des Verdickungsringes ist eine der innersten Parenchymzellagen der Rinde und liegt mithin an der Außenseite des Bündelzylinders. Durch tangentiale Teilungen ihrer Zellen kommt der meristematische Verdickungsring zustande (Fig. 287 *A*, *v*), dessen Elemente aber nicht als eigentliche Cambiumzellen anzusprechen sind; es fehlt ihnen nämlich die prosenchymatische Zuspitzung. Auch ist ihre Höhe nicht bedeutend, sie übertrifft die Breite bloß um das 2—4fache. Dieser Verdickungsring wird nach Schoute anfänglich durch die ihm außen angrenzenden Rindenparenchymzellen ergänzt; erst später bildet sich eine dauernde Initialschicht aus.

Der Verdickungsring scheidet nach außen sowohl wie nach innen verschiedene sekundäre Gewebe ab, die man wie bei den Gymnospermen und den Dikotylen nach ihrer topographischen Lagerung als sekundäre Rinde und sekundäres Holz bezeichnen kann. Die Bildung der ersteren erfolgt nur in spärlicher Weise und setzt überhaupt erst später ein: es entsteht ein dünnwandiges Parenchymgewebe, in dem Kristallschläuche vorkommen. Weit komplizierter ist der Holzkörper gebaut; da dieser die primäre Gewebeanordnung des Monokotylenstammes in eigenartiger Weise fortsetzt, so weicht er in seinem Bau vom Holzkörper des Dikotylenstammes sehr wesentlich ab: er besteht nämlich aus zahlreichen sekundären Gefäßbündeln mit dazwischen gelagertem Sekundärparenchym (Fig. 287 *A*). Die einzelnen Bündel werden bereits im Verdickungsring angelegt; durch wiederholte Längsteilungen entstehen in ihm

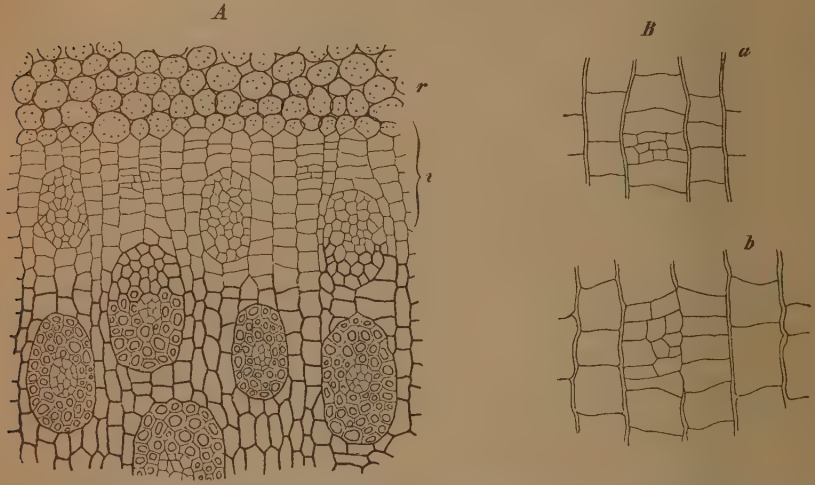


Fig. 287. *A* Teil eines Querschnittes durch den Stamm von Dracaena marginata; *r* Rindenparenchym, *v* Verdickungsring. *B*, *a* und *b* Anlegung von sekundären Gefäßbündeln im Verdickungsringe.

kleinere und größere Procambiumbündel, die im Laufe des Dickenwachstums allmählich nach innen geschoben werden und dabei in zentrifugaler Folge zu Dauergewebe werden. Die kleineren Bündel gehen, im Querschnitt betrachtet, aus einer einzigen Zelle des Verdickungsringes hervor (Fig. 287 *B*, *a*). Größere Bündel dagegen werden von mehreren Mutterzellen gebildet, die mindestens zwei Radialreihen des Verdickungsringes angehören. Die ersten Zellteilungen, die zur Bildung des Procambiumbündels führen, erfolgen in tangentialer Richtung, ihnen folgen radiale Teilungen (Fig. 287 *B*, *a*, *b*), und nach den bald eintretenden Wachstumsverschiebungen werden die neuen Wände in verschiedenster Richtung eingeschaltet.

Die primären Blattspurstränge zeigen in ihrem Bau nichts Besonderes; sie gehören dem kollateralen Typus an, bei Cordyline sind sie, wie Strasburger zeigte, nach Eintritt in den Zentralzylinder leptozentrisch (amphivasal) gebaut. Umgeben sind sie von typischem Bastgewebe oder von dickwandigem Par-

enchym. Wesentlich anders sind die sekundären Bündel gebaut, da in ihnen nach dem auch im Holze der Gymnospermen und Dikotylen so oftmals durchgeführten Prinzip die Funktionen der Festigung und der Wasserleitung den gleichen Elementarorganen übertragen werden. Es sind dies demnach Fasertracheiden, wie im Coniferenholze, mit stark verdickten Wandungen, prosenchymatisch zugespitzten Zellenden und behöften Tüpfeln, deren Tüpfelkanäle linksschiefe Spalten bilden. Die Fasertracheiden umhüllen scheidenartig das zarte Leptom des Bündels; hier und da sind nach Strasburger parenchymatische Durchlaßzellen zwischen sie eingeschaltet (Cordyline). Zahlreiche Anastomosen verbinden die sekundären Bündel zu einem längsmaschigen Netzwerk.

Das interfaszikulare Sekundärparenchym, dessen Vergleichung mit dem Markstrahlgewebe des Dikotylenholzes immerhin berechtigt ist, zeigt eine deutliche Anordnung in radiale Reihen, die natürlich in der Nachbarschaft der Gefäßbündel seitlich ausbiegen müssen. Seine Elemente besitzen ziemlich derbe, getüpfelte Wandungen.

Bei manchen Dracaenen zeigen auch die älteren Wurzeln ein sekundäres Dickenwachstum. Der Verdickungsring geht aus dem Pericambium hervor: seine Gewebeprodukte sind, soviel hierüber bekannt, denselben des Stammes ganz ähnlich. —

Zu welch gewaltigen Pflanzenformen die hier beschriebene Art des sekundären Dickenwachstums führen kann, dies zeigte vor allem der seit A. v. Humboldt so oft genannte Drachenblutbaum (Dracaena Draco) auf Teneriffa, welcher 1869 einem Sturme zum Opfer fiel. Er erreichte eine Höhe von ungefähr 22 m, und der Umfang des Stammes betrug, als Humboldt ihn maß, in einiger Entfernung über dem Boden nicht weniger als 14 m. Sein Alter wurde auf ungefähr 6000 Jahre geschätzt.

B. Das anormale Dickenwachstum.

I. Allgemeines.

Der im vorausgehenden geschilderte Modus des sekundären Dickenwachstums wird — soweit es sich um die Dikotylen und Gymnospermen handelt — seiner allgemeinen Verbreitung halber als der normale Typus des sekundären Dickenwachstums bezeichnet. Seine allgemeine Verbreitung erklärt sich aus dem Umstande, daß er unter allen überhaupt möglichen Arten des Dickenwachstums für den Aufbau großer, mächtiger Pflanzenformen am zweckmäßigsten ist.

Bei nicht wenigen Pflanzen treten nun mehr oder weniger auffallende Abweichungen vom normalen Typus des sekundären Dickenwachstums auf. In entwickelungsgeschichtlicher und morphologischer Hinsicht kennzeichnen sich diese sogenannten Anomalien durch eine abweichende Anordnung der das

Dickenwachstum vermittelnden Meristemschichten, sowie durch einen anderen Bau und eine andere Verteilung der sekundären Dauergewebe. In physiologischer Hinsicht dagegen lassen sich sämtliche Anomalien des Dickenwachstums in zwei verschiedene Kategorien einteilen.

In die erste Kategorie gehören jene Fälle, in denen sich die Abweichung vom normalen Typus als Folge der Anpassung an bestimmte biologische Verhältnisse nachweisen läßt. Die Mehrzahl der hierher gehörigen Fälle wird durch die Stämme der Schling- und Kletterpflanzen repräsentiert, die in mechanischer Hinsicht wesentlich anders beansprucht werden als die aufrechten Stämme gewöhnlicher Holzgewächse, und die auch im Hinblick auf die Prozesse der Stoffleitung von den normalen Stämmen in mancher Beziehung abweichen. In dieselbe Kategorie des anormalen Dickenwachstums gehören auch viele fleischige Wurzeln, die der Hauptsache nach als Speicherorgane fungieren. Ferner sind hier die submersen Stammteile verschiedener Sumpfsträucher und Bäume (Aeschynomene aspera, indica, Herminiera Elaphroxylon, Pterocarpus Draco) zu nennen, deren sekundäres Dickenwachstum nach Goebel auf die Bildung von Durchlüftungsgewebe (»Schwimmholz«) abzielt[27]).

In die zweite Kategorie der Anomalien des sekundären Dickenwachstums sind jene gleichfalls zahlreichen Fälle einzureihen, die nicht als Anpassungserscheinungen zu betrachten sind, sondern als bloße Konstruktionsvariationen. Von vornherein sind nämlich sehr verschiedene Arten des Dickenwachstums denkbar und möglich. Ihre Realisierbarkeit hängt in um so höherem Grade von ihrer Zweckmäßigkeit ab, je größere und mächtigere Pflanzenformen das sekundäre Dickenwachstum erzielen soll. Fällt aber diese letztere Forderung hinweg, handelt es sich nicht um den Aufbau größerer Holzgewächse, so genügen den geringeren Ansprüchen auch solche Typen des Dickenwachstums, die verglichen mit dem normalen Typus von minderer Zweckmäßigkeit sind. So kommt es, daß bei verschiedenen krautartigen Pflanzen und kleineren Sträuchern der Variabilität des Dickenwachstums ein verhältnismäßig weiter Spielraum gelassen ist. Es kommen verschiedene Konstruktionsvariationen zustande, die in physiologischer Hinsicht untereinander so ziemlich gleichwertig sind und deshalb den mannigfaltigen Querschnittsformen des mechanischen Systems zur Seite gestellt werden können.

Von den vorstehend dargelegten Gesichtspunkten aus möge nunmehr an einer Reihe von Beispielen die so große Verschiedenartigkeit des anormalen Dickenwachstums näher besprochen werden. Ich brauche wohl nicht erst zu betonen, daß eine auch nur halbwegs erschöpfende Darstellung dieses Gegenstandes im vorliegenden Buche nicht zu erwarten ist.

II. Das Dickenwachstum der Lianenstämme[28]).

Die Ansprüche, welche an die Festigkeit der Lianenstämme gestellt werden, unterscheiden sich sehr wesentlich von den Ansprüchen, denen der biegungsfeste Bau der Stämme und Äste gewöhnlicher Holzgewächse zu genügen hat. Der Lianenstamm wird wie ein Tau zunächst auf Zugfestigkeit beansprucht, indem er bei hängender Stellung die eigene Last zu tragen hat, bei bogigem

Verlaufe von den durch Wachstum auseinander weichenden Stützen oder auch von den im Winde schwankenden Ästen, an denen er sich befestigt hat, gezerrt und gezogen wird. Dazu kommt, daß die langen Lianenstämme in hohem Maß auch biegungsfähig sein müssen, um vom Sturme, dessen Angriffen sie direkt und auch indirekt infolge des Schwankens der stützenden Äste ausgesetzt sind, nicht geknickt und zerbrochen zu werden. Wenn einzelne Äste der Stützbäume oder auch diese selbst umstürzen, dann werden gleichfalls an die Biegsamkeit der Lianenstämme, wenn diese ihre Stützen überleben sollen, die größten Anforderungen gestellt. Auch die Liane selbst verändert ja fortwährend ihre Lage, indem die älteren Kletterorgane ihren Dienst versagen, der Stamm ins Rutschen gerät und teilweise auf den Boden herabgleitet. Dabei werden die Stämme zu oft zahlreichen Schleifen und Schlingen verbogen und mehr oder minder stark tordiert. Dazu kommt endlich häufig noch ein radialer Druck, dem windende Lianenstämme seitens der in die Dicke wachsenden Stütze ausgesetzt sind. Diese von der gewöhnlichen so abweichende Art der mechanischen Inanspruchnahme hat die auffälligsten Anomalien des sekundären Dickenwachstums im Gefolge, die zuerst von Fritz Müller von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet wurden.

Das Modell, nach dem die langgestreckten, zugfesten Lianenstämme bald mehr, bald minder ausgesprochen gebaut sind, ist das tordierte Seil oder Kabel. Damit nun eine solche seilartige Konstruktion, der Ausdruck vollkommenster Zugfestigkeit, verbunden mit Biegsamkeit, ermöglicht werde, darf der sekundäre Holzkörper keine ganz kompakte Masse bilden. Die einzelnen Stränge des Holzes müssen bis zu einem gewissen Grade seitlich verschiebbar sein, und diese wichtige Voraussetzung kann nur dadurch erfüllt werden, daß der Holzkörper durch weicheres Gewebe in mehr oder minder vollständig getrennte Stränge zerklüftet wird. In der Tat ist dieses anatomische Merkmal für alle Lianenstämme charakteristisch, so verschieden auch dasselbe entwickelungsgeschichtlich zustande kommt. Sehr ausführlich und genau ist in dieser Beziehung der Bau der Lianenstämme von H. Schenck bearbeitet worden.

Im einfachsten, d. h. vom normalen Dickenwachstum am wenigsten abweichenden Falle wird ein normaler Verdickungsring angelegt, der aber an verschiedenen Stellen seines Umfanges eine ungleich ausgiebige Produktion von Holz und Rinde zeigt. Hierher gehören vor allem die rankenden Bignoniaceen, ferner verschiedene Malpighiaceen (Tetrapteris, Banisteria, Stigmaphyllon), Apocyneen, Phytocrene u. a. Bei den Bignoniaceen bleibt schon zu Beginn des sekundären Dickenwachstums die Holzproduktion an vier kreuzweise angeordneten Stellen des Verdickungsringes zurück, während die Neubildung von sekundärer Rinde entsprechend ausgiebiger vonstatten geht. Infolgedessen erscheint der Holzkörper vierfach gefurcht; die im Laufe des Dickenwachstums immer tiefer werdenden Furchen sind von sekundären Rindenplatten ausgefüllt, so daß trotz der ungleichen Holzproduktion die Querschnittsform des Stammes nicht wesentlich verändert wird. Was den Verdickungsring betrifft, so wird dieser durch die geschilderten Wachstumsvorgänge natürlich in einzelne Streifen aufgelöst; die breiteren Streifen bedecken die vier vorspringenden Holzstränge, die schmäleren liegen am Grunde der Furchen. — Bei verschiedenen Bignonia-

ceen bleibt die Anzahl der den Holzkörper zerklüftenden Furchen dauernd auf vier beschränkt (Fig. 288); bei anderen Arten dagegen werden im Laufe des Dickenwachstums stets neue Furchen gebildet, indem an immer zahlreicher

Fig. 288. Querschnitt durch einen 4jährigen Ast von Anisostichus capreolata Bur. Der Holzkörper wird durch vier Rindengewebsplatten gefurcht. Vergr. 3. (Nach de Bary.)

Fig. 289. Querschnitt durch einen unbestimmten Bignoniaceenstamm (Pleonotoma?) Nat. Gr. (Nach Schleiden.)

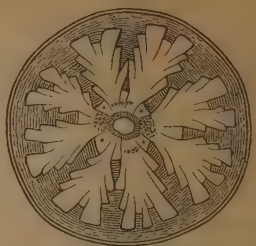


Fig. 290. Querschnitt durch einen Ast von Melloa populifolia Bur. Der zerklüftete Holzkörper weiß gelassen, Rinde und Rindenplatten schraffiert. Vergr. 2. (Nach de Bary.)

werdenden Stellen des Cambiums die Holzproduktion zurückbleibt. Auch ein stufenweises Breiterwerden der einzelnen Rindenplatten tritt häufig ein (Fig. 290).

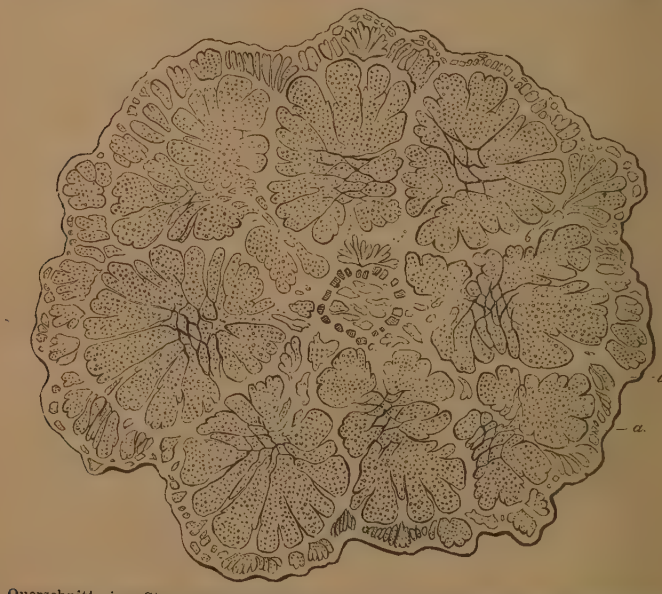


Fig. 291. Querschnitt eines Stammes von Bauhinia spec. Die Holzstränge (*a*) sind punktiert, die dazwischen befindlichen Parenchym- und Rindengewebsmassen (*b*) sind weiß gelassen. $^2/_3$ der nat. Gr. (Nach Schleiden.)

Auf diese Weise erscheint schließlich der ganze Holzkörper vielfach und regelmäßig gelappt, bzw. zerklüftet.

Bei verschiedenen Malpighiaceen, Bignoniaceen u. a. schreitet die derart

zustande gekommene Zerklüftung des Holzkörpers infolge von neu auftretenden Wachstumsvorgängen im Parenchym des Holzes und Markes noch weiter fort. Der zwar vielfach gelappte, aber ursprünglich doch einheitliche Holzkörper wird durch ausgiebige Parenchymwucherungen in zahlreiche isolierte Stränge zersprengt. Dieses »Dilatationsparenchym« geht nach Schenck in zahlreichen Fällen aus unverholzten, dünnwandigen Holzparenchymzellen hervor, in einzelnen Fällen sollen aber auch verholzte Belegzellen der Gefäße, sowie Markstrahlenzellen wieder auswachsen und sich teilen können. Dagegen hat Warburg für eine Bauhiniaart festgestellt, daß die Initialen der parenchymatischen Dilatationsstreifen und Keile von der Rinde aus in den Holzkörper eindringen.

Die derart voneinander getrennten Holzstränge können infolge des Auftretens sekundärer Meristeme für sich in die Dicke wachsen, und überdies werden zwischen den schon vorhandenen Bündeln oftmals noch neue Stränge gebildet. So setzt sich der ganze Stamm schließlich aus zahlreichen, wirr durcheinander geflochtenen Holzsträngen zusammen, die begreiflicherweise ein oft schwer zu enträtselndes Querschnittsbild zeigen (Fig. 291). Die Ähnlichkeit eines solchen Lianenstammes mit einem starken Seile wird noch größer, wenn auch die zwischen den Holzsträngen befindlichen Gewebeplatten gesprengt werden und Peridermbildung eintritt (Bauhinien, Malpighiaceen): dann erscheint der Stamm schon äußerlich in zahlreiche Längsbündel aufgelöst, welche, von Korkgewebe umhüllt, in ihrem Verlaufe vielfach verflochten, verwachsen und wieder getrennt sind.

In den bisher besprochenen Fällen war (von Bauhinia abgesehen) ursprünglich nur ein einziger, normal angelegter Verdickungsring vorhanden. Bei den rankenden Sapindaceen aus den Gattungen Serjania, Paullinia, Thinouia u. a. kommt es dagegen schon anfänglich zur Bildung mehrerer nebeneinander liegender Verdickungsringe, wobei ihre Anordnung auf dem Querschnitt eine verschiedene sein kann. Entweder nimmt die Mitte des Stammes ein größerer Hauptring ein, der von mehreren kleineren Außenringen umgeben wird, oder der mittlere Hauptring fehlt, und alle 5—7 Ringe sind untereinander gleichwertig; letzteres ist der seltenere Fall.

Dieser Typus des anormalen Dickenwachstums ist seit Gaudichaud von verschiedenen Forschern sehr eingehend untersucht worden, besonders von Nägeli und von Radlkofer. Der erstere lenkte seine Aufmerksamkeit namentlich auf die entwickelungsgeschichtlichen Verhältnisse bei der Anlegung der einzelnen Verdickungsringe und fand, daß schon der primäre Bündelring der Blattspurstränge mit mehr oder minder tiefen Einbuchtungen versehen ist, so daß einzelne Stranggruppen vom Ringe gleichsam nach außen abgeschnürt und von diesem ausgeschlossen werden. Diese eigentümliche Verteilung zeigen schon die Procambiumbündel: wenn dieselben nun im Laufe ihrer Differenzierung zum Cambiumring sich ergänzen, so verhalten sich jene abgeschnürten Bündelgruppen wie selbständige Bündelringe: sie ergänzen sich zu eigenen Verdickungsringen (Fig. 294).

Jeder einzelne Verdickungsring des Querschnittes fungiert nun in normaler Weise: nach außen scheidet er sekundäres Rindengewebe, nach innen sekundäres Holz ab (Fig. 292, 293). So kommt es, daß der Stamm schon anfänglich aus isolierten Holzkörpern besteht; die Zerklüftung des Holzes wird nicht erst

nachträglich herbeigeführt, wie bei den Bignoniaceen usw., sondern schon durch die Vorgänge in der meristematischen Stammspitze vorweggenommen. — Übrigens ist zu erwähnen, daß bei manchen rankenden und kletternden Spezies dieser Familie das Dickenwachstum mehr nach Art der Bignoniaceenstämme erfolgt: es werden einheitliche, bloß kantige oder gelappte Holzkörper gebildet. Auch ist es bemerkenswert, daß die nicht kletternden Sapindaceen, wozu die Mehrzahl der einzelnen Arten gehört, einen normalen Stammbau besitzen. Daraus geht hervor, daß die so abweichende Stammstruktur der rankenden und kletternden Arten tatsächlich als Anpassungserscheinung zu deuten ist.

Ein dritter Typus des anormalen Dickenwachstums der Lianenstämme wird dadurch charakterisiert, daß außerhalb des ursprünglichen Verdickungsringes in der Rinde sukzessive neue Ringe oder Ringabschnitte gebildet werden. Jeder einzelne Verdickungsring fungiert eine Zeitlang in normaler Weise, indem er Holz und Rinde bildet; späterhin erlischt dann seine Tätigkeit, und außerhalb desselben wird durch Teilungen im Rindenparenchym ein neuer, folgemeristematischer Verdickungsring gebildet. Dieser Vorgang kann sich mehrmals wiederholen. Was den Entstehungsort der sukzessive erneuerten Verdickungs-

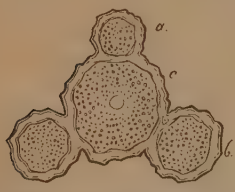


Fig. 292. Querschnitt durch den Stamm einer Serjania oder Paullinia. *c* Hauptring des zusammengesetzten Holzkörpers. *a b* Außenringe. Nat. Gr. (Nach Schleiden.)

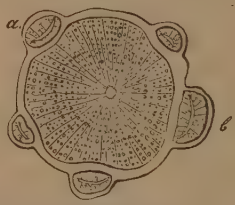


Fig. 293. Querschnitt durch den Stamm einer Serjania oder Paullinia. Nat. Gr. (Nach Schleiden.)

Fig. 294. Querschnitt durch ein junges Internodium von Serjania caracasana. *s* Bastring; innerhalb desselben der Hauptring *h* und vier Außenringe. Die primären Blattspurstränge schwarz. Vergr. 10. (Nach Nägeli.)

ringe anlangt, so lassen sich zwei verschiedene Fälle unterscheiden. Entweder werden die neuen Ringe in der primären Außenrinde angelegt, wie bei verschiedenen Menispermeen, bei Wistaria und Rhynchosia, oder in der sekundären Rinde, wie bei Bauhinia, Machaerium, Phytocrene, bei verschiedenen Bignoniaceen (Haplolophium, Glaziovia, Anisostichus u. a.) und Convolvulaceen (Ipomaea, Argyreia, Convolvulus) und bei Gnetum (Fig. 295).

Einen sehr merkwürdigen Typus repräsentieren endlich jene Lianenstämme, bei denen die Bildung eines sekundären Verdickungsringes an der Innenseite des normal entstandenen Holzringes erfolgt. Bei Tecoma radicans, wo Sanio diese Erscheinung zuerst beobachtet hat, bildet er gleichfalls Holz und Rinde, doch in umgekehrter Anordnung. Ähnlich verhält sich nach Scott u. Brebner auch der Stamm von Willughbeia firma (Apocynee) und Periploca graeca (Asclepiadee).

Die auf einen seilartigen Bau, auf eine weitgehende Biegungsfähigkeit abzielenden anatomischen Eigentümlichkeiten der Lianenstämme sind für ihren Gesamtbau in erster Linie maßgebend. Die Zugfestigkeit ist nur in jüngeren Stämmen deutlich ausgesprochen, indem das zuerst gebildete sekundäre Holz,

das die Mitte des Stammes einnimmt (das »axiale Holz« nach Strasburgers Terminologie), sich durch den Reichtum an mechanischen Elementen, Libriformfasern, bzw. an Fasertracheiden, auszeichnet, während seine Gefäße noch auffallend englumig sind und auch das Holzparenchym nur spärlich auftritt. Erst im später gebildeten Sekundärholz (periaxiales Holz) finden sich große Gefäße und reichlich Holzparenchym. Dieser Gegensatz ist nach Schenck bei den Lianenstämmen fast allgemein ein sehr scharfer und unvermittelter. Solche jüngere Stämme sind also ausgesprochen zugfest gebaut, wie eine Wurzel, die inmitten ihres radialen Gefäßbündels einen Stereomstrang aufweist. Je älter und dicker die Stämme werden, desto mehr tritt aber ihre zugfeste Konstruktion in den Hintergrund, so wie ja auch in biegungsfesten Stämmen und Ästen nach länger andauerndem sekundären Dickenwachstum von einer peripherischen Anordnung des Stereoms nicht mehr die Rede sein kann. In beiden Fällen ersetzt eben die große Anzahl der über den Stammquerschnitt verteilten mechanischen Elemente ihre sonst vom mechanischen Prinzip geforderte Anhäufung im Zentrum, bzw. an der Peripherie des Organs.

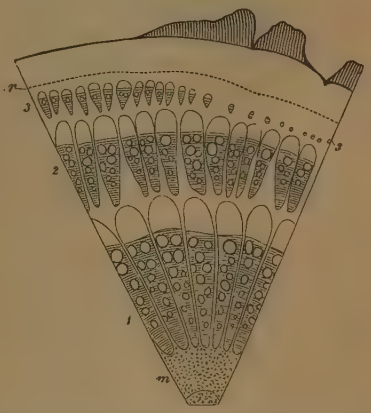


Fig. 295. Teil eines Querdurchschnittes durch den Stamm von Gnetum scandens. *1*, *2*, *3* die sukzessiven Zuwachsringe. *m* Mark. *r* mechanischer Ring an der Innenseite der Außenrinde. Die Holzstränge sind mit Ausnahme der großen Tüpfelgefäße schraffiert; Leptom, Rinde, Markstrahlen und Zwischenzonen sind weiß gelassen. Vergr. 8. (Nach de Bary.)

Das anormale Dickenwachstum der Schling- und Kletterpflanzen hat außer der auf einen seilartigen Bau abzielenden Zerklüftung des Holzkörpers noch eine andere, gleichfalls die Gewebeverteilung betreffende Folge. Das bei normalem Dickenwachstum peripherisch gelagerte Leptom des Stammes wird nämlich bei den besprochenen Pflanzen zum größeren Teile nach innen verlegt und zwischen den einzelnen Holzringen und Holzsträngen geradezu eingekammert. Solch interxyläres Leptom wird häufig in der Weise gebildet, daß der Verdickungsring nicht nur nach außen sekundäres Leptom abscheidet, sondern einzelne Siebröhrenstränge, von Parenchym begleitet, auch in den Holzkörper einlagert (Dicella, Combretum, Mucuna, Entada u. a.). Nach Leisering ist allerdings diese Abscheidung von Leptomsträngen seitens des Verdickungsringes in den meisten Fällen nur eine indirekte, indem das Leptom erst nachträglich in einem Gewebe entsteht, das den Charakter von unverholztem Holzparenchym aufweist. Bei Strychnos werden nach außen abgeschiedene Leptomstränge durch entsprechende Wachstumsvorgänge nachträglich in den Holzkörper eingeschlossen. — Daß das Leptom dadurch in eine geschütztere Lage kommt, ist unbestreitbar und gewiß auch vorteilhaft; denn die Lianenstämme erfahren oft die beträchtlichsten Biegungen und häufig auch einen radialen Druck seitens der in die Dicke wachsenden Stütze. Andererseits ist

hervorzuheben, daß interxyläre Leptomstränge auch bei nicht kletternden Holzgewächsen vorkommen, ein Umstand, der Schenck veranlaßt, die in Rede stehende Erscheinung nicht als Anpassung an die kletternde Lebensweise, sondern bloß als anatomischen Gattungscharakter, bzw. als Konstruktionsvariation aufzufassen. Immerhin bleibt es auffallend, daß sich interxyläres Leptom besonders häufig bei Kletterpflanzen aus den verschiedensten Familien vorfindet.

Was schließlich die sonstigen histologischen Eigentümlichkeiten der hier besprochenen Stammorgane betrifft, so haben bereits Westermaier und Ambronn auf jene verschiedenen Merkmale aufmerksam gemacht, die sich als der anatomische Ausdruck der gesteigerten Ansprüche an das Stoffleitungsvermögen dieser Organe deuten lassen. Schon im VII. Abschnitte wurde auf die so auffallend weiten Gefäße und Siebröhren in den Stämmen der Schling- und Kletterpflanzen eingehend hingewiesen. Ob auch die reichlichere Ausbildung des Holzparenchyms, die oft auffallende Höhe und Breite der Markstrahlen als Anpassungen an die gesteigerten Leitungsbedürfnisse zu betrachten sind, wie Westermaier und Ambronn wollen, muß dahingestellt bleiben. Schenck bringt die zuletzt genannten anatomischen Tatsachen bloß mit der dadurch bewirkten Erhöhung der Biegsamkeit und Torsionsfähigkeit der Stämme in Zusammenhang[29]).

Schon oben wurde erwähnt, daß die Lianenstämme, namentlich im Alter, sich häufig auch schon äußerlich von den aufrechten Stämmen der Bäume und Sträucher unterscheiden. Am auffälligsten und sonderbarsten sind in dieser Hinsicht die stark abgeplatteten, bandförmigen Stämme verschiedener Papilionaceen (Arten von Rhynchosia, Dalbergia, Machaerium) und Bauhinien, die durch ungleichmäßiges Dickenwachstum mit oder ohne Bildung sukzessiver sekundärer Cambien zustande kommen. Zuweilen stellt sich dabei auch eine Wellung des Stammes ein, wobei jedoch seine Ränder gerade bleiben können. Die Wachstumsvorgänge, die zu dieser Wellung führen, sind von Crüger, de Bary, Höhnel, Warburg und Schenck studiert und erörtert worden, ohne daß diese Frage bis jetzt gelöst worden wäre. Was den Nutzen der Wellung bandförmiger Lianenstämme betrifft, so erblickt ihn Schenck darin, daß die starken Einbiegungen dem Stamm ermöglichen, sich leichter wieder festzuankern, wenn er durch Abbrechen der Stützäste oder durch Loslösung der Ranken ins Rutschen gerät. Was die nicht gewellten bandförmigen Stämme betrifft, so mag nach Schenck ihre Gestalt die Auflagerung auf die Äste des Stützbaumes erleichtern.

III. Das Dickenwachstum fleischiger Wurzeln[30]).

Bei zahlreichen krautigen Dikotylen, die zwei oder mehrere Vegetationsperioden hindurch ausdauern, fungieren nach dem Absterben der oberirdischen Organe die Wurzeln als Reservestoffbehälter und nehmen infolgedessen eine »fleischige« Beschaffenheit an. Die damit verbundenen Anomalien des Dickenwachstums haben vor allem den Zweck, das parenchymatische Speichergewebe

der Wurzel zu bilden; außerdem soll durch diese Anomalien häufig auch eine zweckentsprechende Vermehrung und Anordnung jener Stoffleitungsstränge erzielt werden, welche die Füllung und Entleerung des Speichergewebes vermitteln.

In entwickelungsgeschichtlich-morphologischer Hinsicht kann das parenchymatische Speichergewebe der fleischigen Wurzeln von sehr verschiedenartiger Bedeutung sein. In manchen Fällen stellt es die mächtig entwickelte Rinde vor, und zwar entweder die primäre Außenrinde (Nebenwurzeln von Asclepiadeen und Piperaceen) oder das sekundäre Rindengewebe (Taraxacum, Rubia, Umbelliferen). In beiden Fällen kann eigentlich von einem anormalen Dickenwachstum kaum gesprochen werden: die Abweichung vom normalen Typus besteht allein in der schwachen Entwickelung des Holzkörpers gegenüber dem Rindengewebe. — In einer anderen Reihe von Fällen entsteht das Speichergewebe durch massige Ausbildung der parenchymatischen Holzelemente, und zwar entweder des Markstrahlgewebes (Urtica, Cucurbita, Symphytum officinale) oder des Holzparenchyms. In letzterem Falle, der besonders schön an den Rübenwurzeln von Brassica und Raphanus zu beobachten ist, besteht demnach der sekundäre Holzkörper aus massig entwickeltem Parenchymgewebe, welches von den zu Gruppen vereinigten Gefäßen, an die sich mechanische Fasern anlegen, durchzogen wird. Diese »Fibrovasalstränge«, wie man sie ihrem Bau nach füglich nennen darf, liegen in ununterbrochenen konzentrischen Zonen und bilden im Längsverlauf ein spitzmaschiges Bündelnetz. Die Anomalie des Dickenwachstums besteht hier demnach in dem vom gewöhnlichen abweichenden Bau des Wurzelholzes, dessen Eigenartigkeit häufig noch dadurch gewinnt, daß die Grenzen zwischen Holzparenchym und Markstrahlgewebe undeutlich werden, oder ganz verschwinden (Scorzonera hispanica, Raphanus, Brassica).

Bei einer Reihe von hierher gehörigen Pflanzen entstehen im Speichergewebe des Holzparenchyms, wie J. E. Weiß gezeigt hat, tertiäre Leitbündel. Bei Oenothera biennis sind sie bloße Leptomstränge, bei Cochlearia Armoracia, Brassica Napus und Rapa, Raphanus sativus und Gentiana lutea dagegen konzentrisch gebaute Gefäßbündel mit zentralem Leptom. Bei Bryonia dioica umgibt das Folgecambium die Gefäßgruppen des sekundären Holzkörpers und bildet im Anschluß an diese neue Gefäße, nach außen dagegen Leptom.

Noch auffallender werden die Anomalien des Dickenwachstums fleischiger Wurzeln, wenn es zur wiederholten Bildung neuer Verdickungsringe kommt. Bei der Runkelrübe (Beta vulgaris) entsteht außerhalb des primären Verdickungsringes durch tangentiale Teilungen im Parenchym ein zweiter Ring; nachdem er eine Zeitlang funktioniert hat, erlischt seine Tätigkeit, und an der Außengrenze der von ihm gebildeten sekundären Rinde entsteht ein dritter Verdickungsring. Dieser Prozeß kann sich noch mehrmals wiederholen. So werden konzentrische Holz- und Rindenzonen gebildet, die miteinander abwechseln und von denen letztere die Hauptmasse des Speichergewebes der Rübe vorstellen. In den Wurzeln von Myrrhis odorata fand Trecul gleichfalls mehrere sukzessive Verdickungsringe, doch treten diese innerhalb des primären Ringes, im Holzparenchym auf und scheiden Holz und Rinde in umgekehrter Richtung ab.

Am kompliziertesten gestalten sich alle diese Verhältnisse bei den von

Schmitz untersuchten fleischigen Wurzeln zahlreicher Convolvulaceen und Rumexarten: teils außerhalb, teils innerhalb des primären Verdickungsringes entstehen sukzessive neue Cambiumstreifen oder -ringe, die unabhängig voneinander Holz und Rinde bilden. Es wäre zwecklos, hier auf diese höchst verwickelten Prozesse näher einzugehen[31]).

Wie schon oben angedeutet wurde, haben alle diese Eigentümlichkeiten des sekundären Dickenwachstums nicht allein den Zweck, das Speichersystem der fleischig werdenden Wurzel herzustellen. Es handelt sich dabei auch um eine möglichst weitgehende wechselseitige Durchdringung des stoffspeichernden Gewebes mit den leitenden Gewebearten, damit die Füllung wie die Leerung des Reservestoffbehälters möglichst rasch und vollständig erfolgen könne. Nur auf diese Art erklärt sich beispielsweise die nachträgliche Entstehung von Leptombündeln im sekundären Holze dieser Wurzeln.

IV. Anomalien des Dickenwachstums als Konstruktionsvariationen.

Wir gehen nun schließlich zu jenen Anomalien des sekundären Dickenwachstums über, die wir in der Einleitung dieses Kapitels als Konstruktionsvariationen bezeichnet haben. Hierher gehören vor allem die krautigen Pflanzen und kleinen Sträucher aus den Familien der Chenopodiaceen, Amarantaceen, Nyctagineen, Tetragonieen, die Mesembryanthemen und die Phytolaccaarten[32]). Daß hier tatsächlich Konstruktionsvariationen vorliegen und keine Anpassungserscheinungen, ergibt sich schon daraus, daß die in Rede stehenden Anomalien nicht nur innerhalb der einzelnen Familien, sondern sogar in einer und derselben Gattung auf mannigfaltige Weise variieren können, ohne daß es bisher gelungen wäre, hierfür eine Verschiedenheit der biologischen Verhältnisse als Grund anzugeben.

Bei den Chenopodiaceen und den obenerwähnten verwandten Familien geht das sekundäre Dickenwachstum nach den Untersuchungen von Morot, Hérail und Leisering derart vor sich, daß außerhalb des primären Gefäßbündelringes, der aus den Blattspursträngen besteht, im Pericykel eine oder mehrere extrafaszikuläre Verdickungsringe entstehen, die alle normal funktionieren, indem sie nach außen sekundäre Rinde mit Leptomsträngen, nach innen sekundäres Holz abscheiden. Selten sind jene extrafaszikulären Cambiumringe vollständig; gewöhnlich erstrecken sie sich nur über einen Teil des Stammumfanges und setzen sich mit ihren Rändern bogenförmig an den jeweils älteren Cambiumring oder Cambiumbogen an. Nach Morot entsteht der neue Cambiumbogen über dem Leptom und breitet sich dann nach beiden Seiten aus, um schließlich den Anschluß an das ältere Cambium zu finden; Hérail dagegen gibt an, daß das neue Cambium meist einseitig im unmittelbaren Anschluß an das ältere Cambium entstehe, und von hier aus in seiner Entwickelung über das Leptom hinweg fortschreite, um schließlich früher oder später wieder an das ältere Cambium heranzutreten. Nach Leisering sind beiderlei Modalitäten realisiert. Die einzelnen Cambiumbogen sind häufig sehr klein und zahlreich, so daß auf dem Querschnitt ein kleinmaschiges Netzwerk entsteht; indem nun dieses Cambiumnetz immer und überall nach außen sekundäre Rinde

mit Leptom, nach innen sekundäres Holz abscheidet, findet man als Gesamtprodukt des Cambiumnetzes einen einheitlichen Holzkörper mit Gefäßen, Holzparenchym und meist auch reichlichem Libriform, in welchem einzelne Leptomstränge eingebettet sind.

Nach Leisering ist dieser Typus des anormalen Dickenwachstums nicht nur in den schon erwähnten Familien vertreten; er findet sich auch bei den Hippocrateaceen, Plumbaginaceen, Melastomaceen, Loranthaceen, Combretaceen u. a.

An dieser Stelle ist schließlich auch noch das sekundäre Dickenwachstum des Cycadeenstammes zu besprechen[33]). Schon die Anordnung seines primären Bündelsystems zeigt verschiedene Abweichungen vom gewöhnlichen Typus. Die zahlreichen Bündel der verbreiterten Blattbasis vereinigen sich in der Insertionsfläche zu zwei Blattspursträngen, die zuerst in der Nähe der Stammoberfläche, beinahe in horizontaler Richtung, verlaufen und dann erst tiefer ein- und abwärts dringend in den primären Bündelring der Blattspurstränge eintreten. Dieser trennt die mächtig ausgebildete Rinde vom gleichfalls dicken Markgewebe. Rinde und Mark bestehen aus dünnwandigem, stärkereichem Parenchym und dürften wohl in erster Linie als Speichergewebe aufzufassen sein. In der Rinde sind nun die Bögen der Blattspurstränge durch gürtelförmige Verbindungszweige miteinander verbunden; überdies treten noch andere Anastomosen auf, welche die Gürtel untereinander und in radialer Richtung mit den Bündeln des primären Blattspurringes in Verbindung setzen. So kommt ein reich verzweigtes, rindenständiges Bündelnetz zustande, dessen Ausbildung vermutlich eine Konsequenz der so beträchtlichen Dicke der Außenrinde ist. Sämtliche Bündel dieses ursprünglichen Systems, die durchaus kollateral gebaut sind, werden von de Bary das primäre Bündelnetz genannt.

Das sekundäre Dickenwachstum wird durch Bildung eines im primären Bündelring entstehenden Verdickungsringes eingeleitet, welcher auf normale Weise Holz und sekundäre Rinde bildet. Die Markstrahlen sind groß und breit und werden von den Blattspuren und Radialverbindungen des primären Bündelnetzes durchzogen. Da dieses letztere erhalten bleibt, so müssen selbstverständlich sowohl die Radialverbindungen, wie die tangentialen Gürtelanastomosen im Laufe des Dickenwachstums eine entsprechende Längenzunahme erfahren, wobei die Tracheiden schließlich verzerrt und zerrissen werden. Bei den Gattungen Zamia, Dioon und Stangeria kommt es bloß zur Bildung eines einzigen Verdickungsringes. Dagegen werden bei Cycas und Encephalartos an der Außengrenze der sekundären Rinde (nach Constantin und Morot im Pericykel) sukzessive neue Verdickungsringe gebildet, die im allgemeinen konzentrisch angeordnet sind. Jeder einzelne derselben fungiert jedenfalls mehrere Vegetationsperioden hindurch.

Was nun die Produkte des sekundären Dickenwachstums anlangt, so besteht das Holz aus Tracheiden, deren Wandlungen mit quergezogenen Hoftüpfeln versehen oder treppenförmig-netzfaserig verdickt sind, und aus dünnwandigem Holzparenchym. Die Siebröhren der sekundären Rinde werden von Bastfasern begleitet.

Bei der Gattung Cycas entsteht im Rindenparenchym noch überdies ein sekundäres kortikales Bündelnetz, das mit dem primären Rindennetz in Ver-

bindung tritt. Bei Encephalartos kommt dagegen ein sekundäres markständiges Strangsystem zur Ausbildung, welches ein dichtes Geflecht bildet, und dessen äußere Bündel sich an die Innenfläche des Holzringes anlegen.

Im Anhang an die Besprechung des sekundären Dickenwachstums der Phanerogamen ist noch in Kürze darauf hinzuweisen, daß auch bei einigen Kryptogamen[34]) sekundäres Dickenwachstum beobachtet worden ist. Bei den Ophioglossengattungen Botrychium und Helminthostachys hat sich der primäre Zentralzylinder durch Ausbildung eines parenchymatischen Markes stark erweitert; zwischen Leptom und Hadrom tritt ein allerdings nur kurze Zeit funktionierender Cambiumring auf, der nur nach innen zu neue Gewebselemente, und zwar Tracheiden, abscheidet. — Der Verdickungsring des knollenförmigen Stammes von Isoëtes scheint bloß die Aufgabe zu haben, das Speichersystem zu verstärken, wobei die neugebildeten Elemente in viel größerer Schichtenzahl zur sekundären Rinde als zum axialen Strange treten. Tracheiden sind im sekundären Zuwachs nur hin und wieder bei Isoëtes lacustris und Durieui beobachtet worden.

Unter den Algen zeigen nur die Thallusstämme der Laminariaceen ein sekundäres Dickenwachstum. Bei einigen Arten scheint es das oberflächlich gelegene Assimilationsgewebe zu sein, das durch fortgesetzte Tangentialteilungen nach innen zu neues Gewebe abscheidet und dabei seine ursprüngliche Funktion mit zunehmendem Alter des Stammes allmählich aufgibt. Bei Thallassiophyllum hört nach Rosenthal die verdickende Tätigkeit des Assimilationsgewebes (der »Bildungsschicht«) allmählich auf; dasselbe stirbt ab, worauf es in den peripherischen Teilen der »Außenrinde« durch tangentiale Teilungen zur Bildung eines cambiumartigen, sekundären Verdickungsringes kommt. Der Dickenzuwachs zeigt bei verschiedenen Laminariaceen eine an die Jahresringe des dikotylen Holzes erinnernde konzentrische Schichtung.

Anmerkungen.

1) A. W. Eichler, Über die Verdickungsweise der Palmenstämme, Sitzungsberichte der Akademie der Wissensch. in Berlin, 1886. G. Kraus, Einiges über Dickenwachstum der Palmenstämme in den Tropen, Sitzungsberichte der Phys.-mediz. Gesellsch. in Würzburg, 1899. E. Strasburger, Über die Verdickungsweise der Stämme von Palmen und Schraubenbäumen, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIII, 1906. H. Kränzlin, Über das Dickenwachstum der Palme Euterpe oleracea, Berichte der d. bot. Ges., Bd. XXIV, 1906.

2) Vgl. die Bemerkungen von J. Sachs über die Korrelation zwischen Dickenwachstum und Laubkrone in den Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 1. Aufl., S. 184 und 195.

3) C. Nägeli, Über das Wachsthum des Stammes und der Wurzel, Beiträge zur wissensch. Botanik, Bd. I, Leipzig 1858, S. 4. Sanio, Über die Zusammensetzung des Holzkörpers, Bot. Ztg., 1863, S. 357ff.; Derselbe, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. IX, 1873. Velten,

Bot. Ztg., 1875, S. 811. G. Haberlandt, Entwickelungsgeschichte des mechanischen Gewebesystems, 1879, S. 39ff. Strasburger, Bau und Wachsthum der Zellhäute, 1882, S. 39ff.; Derselbe, Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen, Jena 1891. G. Krabbe, Das gleitende Wachsthum, Berlin 1886. K. Mischke, Beobachtungen über das Dickenwachsthum der Coniferen, Bot. Centralbl., Bd. XLIV, 1880. Fr. Krüger, Über die Wandverdickungen der Cambiumzellen, Bot. Ztg., 1892. W. Raatz, Die Stabbildungen im sekund. Holzkörper der Bäume und die Initialentheorie, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXIII, 1892. A. Wieler, Ist das Markstrahlencambium ein Folgemeristem? Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., 1886. G. Haberlandt, Über das Markstrahlenmeristem von Cytisus Laburnum, ebenda, 1886. M. Nordhausen, Zur Kenntniss der Wachsthumsvorgänge im Verdickungsringe der Dikotylen, Beiträge zur wissensch. Bot., herausgeg. von Fünfstück, Bd. II, 1898. J. C. Schoute, Über Zellteilungsvorgänge im Cambium, Verhandl. d. k. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam, II. S., 1902.

4) Th. Hartig, Forstl. Kulturpflanzen, Berlin 1851. Hanstein, Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung der Baumrinde, Berlin 1853. J. Moeller, Anatomie der Baumrinden, Berlin 1882. Schwendener, Mechanisches Prinzip, S. 143ff. E. Strasburger, Die Vertreterinnen der Geleitzellen im Siebtheile der Gymnospermen, Sitzungsberichte der Akademie d. Wiss. in Berlin, 1890; Derselbe, Die Leitungsbahnen usw., Jena 1891.

5) Th. Hartig, Forstl. Kulturpflanzen, Berlin 1851; Derselbe, Zur vergleichenden Anatomie der Holzpflanzen, Bot. Ztg., 1859. Sanio, Über die Zusammensetzung des Holzkörpers, ebenda, 1863. J. Wiesner, Die Rohstoffe des Pflanzenreiches, 2. Aufl., XVII. Abschnitt, Hölzer, von Karl Wilhelm, Leipzig 1902. J. Moeller, Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Holzes, Denkschriften der Wiener Akademie d. Wiss., 1876. A. de Bary, Vergleichende Anatomie, S. 490ff. E. Strasburger, Die Leitungsbahnen usw. Dieses Werk enthält eine Fülle neuer Beobachtungen über den Bau des sekundären Holzkörpers.

6) Die in diesem Buche vorgetragene Einteilung der Elementarorgane des sekundären Holzes lehnt sich vollständig an die von Sanio durchgeführte Einteilung an, die bisher, was Übersichtlichkeit und Klarheit betrifft, von keiner anderen Einteilungsweise übertroffen wurde. Abgesehen von den Markstrahlen unterscheidet Sanio im sekundären Holzkörper folgende Systeme von Elementarorganen: I. Parenchymatisches System: 1. Holzparenchym. 2. Ersatzfasern. II. Bastfaserähnliches System: 1. Einfache, ungeteilte Holzzellen oder Holzfasern: »Libriform«. 2. Gefächertes Libriform. III. Tracheales System: 1. Tracheiden. 2. Gefäße.

7) Leclerc du Sablon, Recherches physiologiques sur les matières de réserve des arbres, Revue générale de Botanique, 1904. H. C. Schellenberg, Über Hemizellulosen als Reservestoffe bei unseren Waldbäumen, Berichte der deutsch. bot. Ges., Bd. XXIII, 1905.

8) Th. Hartig, Bot. Ztg., 1858. A. Fischer, Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXII, 1891.

9) Strasburger (Leitungsbahnen, S. 486ff.) nimmt im sekundären Holzkörper, indem er sich auf den phylogenetischen Standpunkt stellt, bloß zwei Gewebearten an, eine tracheale und eine parenchymatische, und läßt die mechanischen Elemente aus diesen beiden hervorgehen. Die Möglichkeit, daß die phylogenetische Entwickelung des sekundären Holzes diesen Weg eingeschlagen hat, ist nicht ausgeschlossen, für wahrscheinlich halte ich sie nach dem oben im Text Gesagten (S. 624) nicht. —

Wenn Strasburger (l. c. S. 468, Anmerkung) sagt, daß ich, von physiologischen Annahmen ausgehend, die Fasertracheiden aus Libriformfasern »hervorgehen« lasse, die tatsächlich mit den Fasertracheiden nichts zu tun hätten und aus dem parenchymatischen System abzuleiten seien, so beruht dies auf einem Mißverständnis. Ich habe in diesem Werke selbstverständlich bloß anatomisch-physiologische und nicht phylogenetische Übergangsreihen aufgestellt und hätte in der ersten Tabelle (S. 622, 623) ebensogut die typischen Gefäße und Tracheiden, statt umgekehrt die Libriformfasern, an die Spitze stellen können. Überdies verstehe ich unter Libriformfasern alle spezifisch-mechanischen Elemente des Holzes, unbekümmert um ihre phylogenetische Bedeutung, während Strasburger unter den Libriformfasern (Holzfasern) bloß bestimmte mechanische Elemente versteht, diejenigen nämlich, die sich seiner Ansicht nach phylogenetisch vom Holzparenchym herleiten. Bei dieser Einengung des Begriffes hätte es freilich keinen Sinn, die Fasertracheiden von Libriformfasern

ableiten zu wollen. Übrigens muß ich nochmals betonen, daß die von mir im Text aufgestellten Übergangsreihen keine histologischen Stammbäume sein sollen; ich glaube dies bereits in der 1. Auflage (S. 359) deutlich genug gesagt zu haben.

10) E. Russow, Zur Kenntniss des Holzes, insonderheit des Coniferenholzes, Bot. Centralblatt, IV. Jahrg., 1883. — Vgl. ferner: H. Klebahn, Über Struktur und Funktion der Lenticellen, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., I. Jahrg., H. 3, 1883.

11) Troschel, Untersuchungen über das Mestom im Holze der dikotylen Laubbäume, Inauguraldissertation, Berlin 1879. F. W. Krah, Über die Verteilung der parenchymatischen Elemente im Xylem und Phloem der dikotylen Laubbäume, Inauguraldissertation, Berlin 1883.

12) P. Schulz, Das Markstrahlengewebe und seine Beziehungen zu den leitenden Elementen des Holzes, Inauguraldissertation, Berlin 1882.

13) Zitiert nach Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. I, S. 162.

14) A. Fischer, Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXII, 1891.

15) Die Jahresringbildung tropischer Holzgewächse ist offenbar ein ziemlich verwickeltes Problem. Vgl. K. Reiche, Zur Kenntniss der Lebenstätigkeit einiger chilenischer Holzgewächse, Jahrb. f. w. Bot., Bd. XXX. A. Ursprung, Zur Periodizität des Dickenwachstums in den Tropen, Bot. Ztg., 1904. K. Holtermann, Der Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe, Einfluß des Klimas auf die Ausbildung der Zuwachszonen, Leipzig 1907.

16) Vgl. L. Kny, Über das Dickenwachsthum des Holzkörpers in seiner Abhängigkeit von äußeren Einflüssen, Berlin 1882, und die daselbst zitierte Literatur; J. Wiesner, Untersuchungen über den Einfluss der Lage auf die Gestalt der Pflanzenorgane, I. Die Anisomorphie der Pflanze, Sitzungsberichte der Akademie d. Wiss. in Wien, Bd. CI, 1892; Derselbe, Über Trophien, nebst Bemerkungen über Anisophyllie, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., XIII. Jahrg., 1895; Rob. Hartig, Holzuntersuchungen, Altes und Neues, Berlin 1901. A. Ursprung, Beitrag zur Erklärung des exzentrischen Dickenwachstums, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XIX, 1901. Derselbe, Untersuchungen über das exzentrische Dickenwachstum an Stämmen und Ästen, Beihefte zum bot. Centralblatt, Bd. XIX, 1905. Derselbe, Die Erklärungsversuche des exzentrischen Dickenwachstums, Biolog. Centralbl., Bd. XXVI, 1906. P. Sonntag, Über die mechanischen Eigenschaften des Rot- und Weißholzes der Fichte und anderer Nadelhölzer, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXIX, 1904. K. Metzger, Über das Konstruktionsprinzip des sekundären Holzkörpers, Naturw. Zeitschrift für Forst- und Landwirtschaft, 1908. P. G. Heric, Zur Anatomie exzentrisch gebauter Hölzer, Dissertation der Universität Freiburg (Schweiz), Görz 1915.

17) P. Jaccard, Anatomische Struktur des Zug- und Druckholzes bei wagerechten Ästen von Laubhölzern, Vierteljahrsschrift der Naturforsch. Gesellschaft in Zürich, 62. Jahrg., 1917.

18) J. Sachs, Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl. 1874, S. 784 ff. H. de Vries, Über den Einfluss des Druckes auf die Ausbildung des Herbstholzes, Flora, 1872, S. 241; Derselbe, De l'influence de la pression du liber sur la structure des couches ligneuses annuelles, Archives Neerlandaises, t. XI, 1876. G. Krabbe, Über die Beziehungen der Rindenspannung zur Bildung der Jahrringe und zur Ablenkung der Markstrahlen, Sitzungsberichte der Berliner Akademie d. Wiss., 1882, S. 1093 ff. E. Russow, Über die Entwickelung des Hoftüpfels, Neue Dörptsche Ztg., 1881. A. Wieler, Beiträge zur Kenntniss der Jahresringbildung und des Dickenwachsthums, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XVIII, 1887. F. Gnentzsch, Über radiale Verbindung usw., Flora, 1888. R. Hartig, Untersuchungen aus dem forstbot. Institut zu München, Bd. I, 1880; Derselbe, Das Holz der Nadelwaldbäume, 1885. L. Jost, Über Dickenwachsthum und Jahresringbildung, Bot. Ztg., 1891. K. Jahn, Holz und Mark an der Grenze der Jahrestriebe, Bot. Centralbl., Bd. LIX, 1894. K. G. Lutz, Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., XIII. Jahrg., 1895. Vgl. auch Beiträge zur wissensch. Bot., herausgeg. von M. Fünfstück, Bd. I.

19) G. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, I. Aufl., 1884, S. 371. E. Strasburger, Leitungsbahnen, 1891, S. 945 ff. R. Hartig, Ein Ringelungsversuch, Allg. Forst- und Jagdzeitung, 1889; Derselbe, Untersuchungen über die Entstehung und die Eigenschaften des Eichenholzes, Forstl. naturw. Ztschr., III. Jahrg., 1894. G. Haberlandt, Über Jahresringbildung, zur Wahrung der Priorität, Berichte der deutschen bot. Gesellschaft, 1895. Fr. Schwarz, Physiologische Untersuchungen über Dickenwachsthum und Holzqualität von

Pinus silvestris, Berlin 1899. A. Ursprung, Beiträge zur Anatomie und Jahresringbildung tropischer Holzarten, Inauguraldissertation, Basel 1900. K. Metzger, Über das Konstruktionsprinzip des sekundären Holzkörpers, Naturw. Zeitschrift für Forst- und Landwirtschaft, 1908.

K. Metzger, der meine ökologische Erklärung der Jahresringbildung offenbar nicht kennt, sucht den Unterschied im Bau des Frühlings- und Herbstholzes, bzw. die Jahresringbildung ausschließlich von mechanischen Gesichtspunkten aus verständlich zu machen (l. c. S. 15—18 des Separatabdruckes). »Weil mit dem gleichen Aufwand an Material das größte Maß von Biegungsfestigkeit nur dann erreicht werden kann, wenn die spezifischen Festigungselemente zentrifugal im Jahresring eingebaut werden, so folgt mit Notwendigkeit, daß die weniger festen Leitungsgewebe zentripetal, also auf der Innenseite des Jahresringes ihren Platz erhalten, mithin auch zuerst gebildet werden müssen.« Nach Metzger werden also die Leitungsgewebe nicht deshalb zuerst gebildet, weil sie zuerst notwendig sind, wie ich annehme, sondern nur deshalb, weil die mechanischen Elemente möglichst peripher gelagert sein sollen. Das wäre denkbar, wenn der Holzkörper nur aus sehr wenigen, dafür aber sehr breiten Jahresringen aufgebaut wäre. Da aber im Holzkörper mehr oder minder zahlreiche, rel. schmale Jahresringe ineinandergeschachtelt auftreten, so bedeutet es für die Biegungsfestigkeit des ganzen Stammes nur einen sehr geringen, ökologisch sicher bedeutungslosen Unterschied, ob die mechanischen Elemente in jedem einzelnen Jahresringe außen oder innen liegen. Das geht auch direkt aus den Berechnungen Metzgers selbst hervor (l. c. S. 14 und 22 ff.). Er nimmt einen Stamm von 20 cm Durchmesser an, der durch einen 3 mm breiten Jahresring verstärkt wird. Derselbe enthält 2 mm weitlumiges Frühholz und 1 mm englumiges Spätholz. Unter bestimmten Voraussetzungen berechnet sich die Tragkraft des ursprünglichen Querschnittes auf 4214,61. Wird dieser Querschnitt durch einen homogenen Ring von 3 mm Breite verstärkt, so wächst die Tragkraft auf 4596,93. Die Mehrung beträgt 382,32. Besteht der Ring aus 2 mm Frühholz (Leitungsgewebe) und 1 mm Spätholz (Festigungsgewebe), so wächst die Tragkraft auf 4601,35. Die Mehrung beträgt 386,74. Der Unterschied zugunsten des Jahresringes vom letztgenannten Bau beträgt also bloß 4,42. Wird umgekehrt zuerst Festigungsgewebe und dann Leitungsgewebe gebildet, so wächst die Tragkraft nur auf 4592,47; die Mehrung beträgt 377,86, der Unterschied zugunsten des Jahresringes mit peripherem Festigungsgewebe ist 8,88. Ob nun die Tragkraft eines Stammes von 4214,61 durch einen neuen Jahresring auf 4592,47, oder auf 4596,93 oder auf 4601,35 erhöht wird, das ist wohl gleichgültig; ein Unterschied von ca. 0,1 % bzw. ca. 0,2 % hat praktisch im Leben des Baumes keine Bedeutung. Je dicker der Baum wird, desto geringer werden natürlich noch diese Unterschiede, desto gleichgültiger müßte es für den Baum werden, ob das mechanische Gewebe im Jahresring außen oder innen liegt. Und doch sind auch in den ältesten, dicksten Stämmen die jüngsten Jahresringe nicht minder scharf ausgeprägt, als die älteren. Ich kann daher dem Erklärungsversuche Metzgers nicht zustimmen. Die einseitige mechanische Betrachtung führt hier zu keinem Ziele.

20) L. Kny, Die Verdoppelung des Jahresringes, Verhandl. des bot. Vereins der Provinz Brandenburg, 1879. K. Wilhelm, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., 1883.

21) C. Sanio, Über die Größe der Holzzellen bei der gemeinen Kiefer, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. VIII, S. 401 ff.

22) A. Braun, Über den schiefen Verlauf der Holzfaser und die dadurch bedingte Drehung der Stämme, Berlin 1854.

23) H. v. Mohl, Beitrag zur Lehre vom Dickenwachsthum der dikotylen Bäume, Bot. Ztg., 1869. R. Hartig, Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Pflanzen, 1891. Fr. Schwarz, Dickenwachstum und Holzqualität von Pinus silvestris, Berlin 1899.

24) S. Schwendener, Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monokotylen, 1874; Derselbe, Zur Lehre von der Festigkeit der Gewächse, Sitzungsberichte der Akademie d. Wiss. zu Berlin, 1884. Metzger, Der Wind als maßgebender Faktor für das Wachstum der Bäume, Münchner forstliche Hefte, H. 3, 1893; Derselbe, Studien über den Aufbau der Waldbäume und Bestände nach statischen Gesetzen, ebenda, H. 5, 1894. Derselbe, Über das Konstruktionsprinzip des sekundären Holzkörpers, Naturw. Zeitschrift für Forst- und Landwirtschaft, 1908. Fr. Schwarz, Dickenwachstum und Holzqualität von Pinus silvestris, Berlin 1899. P. Jaccard, Eine neue Auffassung über die Ursachen des Dickenwachstums, Naturw. Zeitschrift für Forst- und Landwirtschaft, 2. Jahrg. 1913. Derselbe, Neue Untersuchungen über das Dickenwachstum der Bäume, ebenda, 13. Jahrg. 1915.

25) Vgl. H. Nördlinger, Die technischen Eigenschaften der Hölzer, Stuttgart 1860; Wiesner, Die Rohstoffe des Pflanzenreiches, 2. Aufl., Leipzig 1902; H. Molisch, Vergleichende Anatomie des Holzes der Ebenaceen, Sitzungsberichte der Wiener Akademie d. Wiss., Bd. LXXX, 1879; Derselbe, Über die Ablagerung von kohlensaurem Kalk im Stamme dikotyler Holzgewächse, ebenda, Bd. LXXXIV, 1881; J. Gaunersdorfer, Beiträge zur Kenntniss der Eigenschaften und Entstehung des Kernholzes, ebenda, Bd. LXXXV, 1882. Temme, Über Schutz- und Kernholz, Landw. Jahrb., Bd. XIV, 1885; E. Praël, Vergleichende Untersuchungen über Schutz- und Kernholz der Laubbäume, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XIX, 1888; A. Wieler, Über den Antheil des sekundären Holzes der dikotyledonen Gewächse an der Saftleitung usw., ebenda, Bd. XIX, 1888.

26) A. de Bary, Vergleichende Anatomie, S. 636ff. (vgl. die daselbst zitierte ältere Literatur). L. Kny, Ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Tracheiden, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., IV. Jahrg., 1886. P. Röseler, Das Dickenwachsthum und die Entwickelungsgeschichte der sek. Gefässbündel bei den baumartigen Lilien, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XX, 1889. E. Strasburger, Leitungsbahnen, S. 393ff. Knys Angabe, daß die Tracheiden der sekundären Gefäßbündel der Dracaenen und Aloineen Zellfusionen seien, ist von Röseler widerlegt worden; Strasburger hat Röselers Mitteilungen hierüber bestätigt. J. C. Schoute, Über Zellteilungsvorgänge im Cambium, Verhandl. d. k. Akad. van Wetenschappen te Amsterdam, S. II, 1902.

27) Über den Bau der sog. Schwimmhölzer: A. Ernst, Über die Anschwellung des unter Wasser befindlichen Stammtheiles von Aeschynomene hispidula, Bot. Ztg., 1872; A. de Bary, Vergleichende Anatomie, S. 514; E. Strasburger, Leitungsbahnen, S. 178ff.; K. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, II. Theil, 1891, VI. Wasserpflanzen. Nach Ernst sind die großen, dünnwandigen prismatischen Zellen der Stammanschwellung von Aeschynomene »bei inundierten Stämmen stets mit Wasser gefüllt, bei trocken gelegten Exemplaren leer«. Ist dies richtig, so kann Goebels Annahme, daß die sog. Schwimmhölzer der Hauptsache nach aus einem biologisch dem Aerenchym gleichwertigen Gewebe bestehen, nicht zutreffend sein

28) Gaudichaud, Recherches sur l'organographie etc. des végétaux, Mém. présent. à l'Acad. d. sciences, t. VIII, 1841. A. de Jussieu, Monogr. des Malpighiacées, Archives du Muséum, t. III, 1843. H. Crüger, Einige Beiträge zur Kenntniss von sog. anomalen Holzbildungen des Dikotytenstammes, Bot. Ztg., 1850 und 1851. Bureau, Monogr. des Bignoniacées, Paris 1864. Fritz Müller, Bot. Ztg., 1866. Netto, Comptes rendus, t. LVII, 1863; Derselbe, Annales d. sc. nat., sér. 4, t. XX, u. sér. 5, t. VI. C. Nägeli, Dickenwachsthum des Stengels bei den Sapindaceen, München 1864. C. Sanio, Notiz über die Verdickung des Holzkörpers auf der Markseite bei Tecoma radicans, Bot. Ztg., 1864. L. Radlkofer, Monographie der Gattung Serjania, München 1875. Westermaier und Ambronn, Beziehungen zwischen Lebensweise und Struktur der Schling- und Kletterpflanzen, Flora, 1881. v. Höhnel, Die Entstehung der wellig-flachen Zweige von Caulotretus, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XIII, 1882. O. Warburg, Über Bau und Entwickelung des Holzes von Caulotretus heterophyllus Willd., Bot. Ztg., 1883. H. Schenck, Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, im besonderen der in Brasilien einheimischen Arten, II. Theil, Beiträge zur Anatomie der Lianen, Jena 1893. (Dieses Werk enthält ein erschöpfendes Literaturverzeichnis.) E. Gilg, Über die Anatomie der Acanthaceengattungen Afromendoncia und Mendoncia, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., 1893. O. Warburg, Über den Einfluss der Verholzung auf die Lebensvorgänge des Zellinhaltes, ebenda, 1893. H. Schenck, Über die Zerklüftungsvorgänge in anomalen Lianenstämmen, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XXVII, 1895. H. C. Schellenberg, Zur Entwickelungsgeschichte des Stammes von Aristolochia Sipho, Festschrift für Schwendener, 1899.

29) An verschiedenen Stellen seines vorhin zitierten verdienstvollen Werkes polemisiert Schenck gegen die Ansichten Westermaiers und Ambronns, sowie gegen die von mir in der 1. Aufl. dieses Buches ausgesprochenen Deutungen betreffs der Vorteile, die mit den geschilderten Eigentümlichkeiten des Stammbaues der Lianen verknüpft sind. Soweit ich seine Einwendungen für berechtigt halte, ist dies bereits oben im Text zum Ausdruck gekommen. In den Hauptpunkten halte ich aber an den früheren Darlegungen fest. Dies gilt insbesondere hinsichtlich der Auffassung Westermaiers und Ambronns betreffs der auffallenden Weite der Gefäße und Siebröhren. (Vgl. die 3. Aufl. dieses Werkes S. 606, Anmerkung 26.)

30) Trecul, Comptes rendus, t. LXIII, 1866. Fr. Schmitz, Sitzungsberichte der naturf. Gesellsch. zu Halle, 1874, und Bot. Ztg., 1875. de Bary, Vergleichende Anatomie S. 533, 616ff., 623ff. J. E. Weiss, Anatomie und Physiologie fleischig verdickter Wurzeln, Flora, 1889.

31) Die von L. Koch bei Crassulaceen, von Arth. Meyer bei Aconitum und von L. Jost bei Gentiana cruciata, Corydalis nobilis und ochroleuca, Aconitum Lycoctonum, Salvia pratensis und Sedum Aizoon studierten Zerklüftungen von Rhizomen und Wurzeln sind etwas ganz anderes als die Zerklüftungen des Holzkörpers der Lianenstämme. Nach Josts sorgfältigen Untersuchungen beruht hier die Zerklüftung auf dem Absterben gewisser Gewebepartien, nämlich derjenigen, die in direktestem Zusammenhange mit den einjährigen Organen, den Blättern und Blütenstengeln, stehen, diese nach unten fortsetzen, gewissermaßen »ihre Spuren« darstellen. Die am Leben bleibenden Teile grenzen sich in der Regel durch Peridermbildung von den absterbenden Partien ab. Vgl. L. Koch, Untersuchungen über die Entwickelung der Crassulaceen, Heidelberg 1879; Arth. Meyer, Beiträge zur Kenntniss pharmaceutisch wichtiger Gewächse, III. Über Aconitum Napellus, Archiv f. Pharmacie, Bd. CCXIX, 1881; L. Jost, Die Zerklüftungen einiger Rhizome und Wurzeln, Bot. Ztg., 1890.

32) Die ältere Literatur über das anormale Dickenwachstum der Chenopodiaceen, Amarantaceen, Nyctagineen, der Phytolaccaarten usw. findet man bei de Bary, Vergleichende Anatomie, S. 607, zitiert. Morot, Recherches sur le péricycle, Annales d. sciences nat., Bot., sér. 6, t. XX. Hérail, Étude de la tige des Dicotyledones, ebenda, sér. 7, t. II. B. Leisering, Über die Entwickelungsgeschichte des interxylären Leptoms bei den Dikotyledonen, Bot. Centralblatt, Bd. LXXX, 1899.

33) Brogniart, Recherches sur l'organisation de la tige des Cycadées, Annales d. sc. nat., sér. 1, t. XVI. v. Mohl, Über den Bau des Cycadeenstammes, Vermischte Schriften, S. 195. Miquel, Über den Bau eines Stammes von Cycas circinalis, Linnaea, Bd. XVIII. Mettenius, Beiträge zur Anatomie der Cycadeen, Abhandl. der sächs. Gesellsch. d. Wiss., Bd. VII. A. de Bary, Vergleichende Anatomie, S. 65ff. E. Strasburger, Leitungsbahnen, S. 152ff.

34) H. v. Mohl, Über den Bau des Stammes von Isoëtes lacustris, Vermischte Schriften, S. 122. W. Hofmeister, Beiträge zur Kenntniss der Gefäßkryptogamen, I., Abhandl. der sächs. Gesellsch. d. Wiss., Bd. IV. E. Russow, Vergleichende Untersuchungen über die Leitbündelkryptogamen. E. Strasburger, Das botanische Practicum, 2. Aufl., Jena 1887, S. 178f. O. Rosenthal, Zur Kenntniss von Macrocystis und Thallassiophyllum, Flora, 1890.

Sachregister.

Absorptionssystem 201.
— der Bodenwurzeln 204.
— — Embryonen 225.
— — Insektivoren 239.
— — Keimpflanzen 228.
— — Laubmoose 218.
— — Luftwurzeln 215.
— — Parasiten 234.
— — Saprophyten 231.
— — Sporogone 231.
— — Thallophyten 239.
— — Torfmoose 219.
Adaptation, komplementäre chromatische 250.
Adventivknospen, Entstehung derselben 91.
Aerenchym 411.
Aleuronkörner 389.
Alveolarplasma 18.
Amide 388.
Amylodextrin 384.
Amyloerythrin 384.
Amyloid 39, 386.
Amylose 383.
Anhängsel des Pterostylis-Labellums 554.
Anhangsgebilde der Epidermis 117.
Ankerhaare 190.
Ankerzellen 179.
Anpassungen, physiologische, biologische und ökologische 6.
Anpassungsmerkmale 4.
Antennen 544.
Antheren, Öffnungsmechanismus 519.
Anthokyan und dessen Bedeutung 111.
Apikalöffnungen der Wasserpflanzen 462.
Apostrophe der Chloroplasten 255.
Appositionswachstum 40.
Arbeitsteilung 45, 53.
Armpalisadenzellen 247, 259.
Arretiervorrichtungen der Reusenhaare 195.
Assimilation 245.
Assimilationsenergie 256.
Assimilationssystem 245.
— der Alpenpflanzen 275.
— Auswanderung der Kohlehydrate 270.
— Bautypen 262.
— Beziehungen zum Lichte 272.
— Entwicklungsgeschichte 278.
— Kranztypus 264.
— der Moose und Algen 275.
— Plastizität desselben 273.
Assimilationssystem der Schattenblätter 274.
— — Sonnenblätter 274.
Assimilationszellen 246.
Astrosklereiden 152.
Atemhöhle, äußere 429.
— innere 423.
Atemöffnung der Marchantiaceen 438.
Atemwurzeln 411.
Atemzäpfchen 407.
Atmungsstoffe 396.
Augenfleck 585.
Ausführungsspalten innerer Drüsen 481.
Ausgänge des Durchlüftungssystems 414.
Aussteifungseinrichtungen 170.
Axiler Strang 346.
— — der Laubmoose 346.
— — — Pteridophyten 346.
— — — Wasserpflanzen 346.

Bast, Begriff desselben 145.
Bastzellen 145.
— Bau der Wände 146.
— Elastizität und Festigkeit 153.
— Fächerung 147.
— Inhalt 147.
— Länge 146.
— Lokale Erweiterungen 145.
— der sekundären Rinde 616.
— Vielkernigkeit 147.
— Bastring 165.
Bauprinzipien, allgemeine 53.
— des Absorptionssystems 203.
— — Assimilationssystems 258.
— dynamische 516.
— des Leitungssystems 286.
— — mechanischen Systems 156.
Becherzellen 457.
Benetzungsversuche 583.
Beutelspitze 95.
Bewegungsgewebe 507.
— aktive 512.
— der Gelenkpolster 528.
— hygroskopische 512.
— lebende 522.
— passive 508.
— der Staubblätter 524.
Bewegungssystem 506.
Biegungsfestigkeit 156.
— Herstellung derselben 160.

Bikollaterale Gefäßbündel 336.
Bildungsgewebe 70, 609.
— allgemeine Eigenschaften 72.
— primäre 71.
— Schutzeinrichtungen 73.
— sekundäre 72.
— Wachstumsverschiebungen 72.
Biophoren 61.
Blattrand, Festigkeit desselben 177.
Blattscheiden, mechanisches System derselben 171.
Blattspreite, fixe Lichtlage 572.
— Lichtperzeption 573.
— Unterschiedsempfindlichkeit für Lichtreize 576.
Blattspurstränge 346.
Borke 132.
Borstenhaare 121.
Brachysklereiden 150.
Brennhaare 121, 495.
— Bau der Haarspitzen 122, 495.
— Entleerung 122, 124.
— Inhalt 123.
Bretterwurzeln, Epinastie derselben 633.
Bündelrohr 347.
Büschelhaare 121.

Callus der Siebplatten 308.
Calyptrogen 83.
Cambiformzellen 306.
Cambium 613.
Cambiumring 610, 613.
Carotin 250.
Casparyscher Strich oder Punkt 340.
Centrosom 18.
Chitin 39.
Chlorophyll 250.
Chlorophyllgehalt 256.
Chlorophyllgelb 250.
Chlorophyllgrün 250.
Chlorophyllkörner 248.
Chlorophyllkörper 30, 247.
Chlorophyllspektrum 250.
Chloroplasten 30, 247.
— Apostrophe 255.
— Assimilationsprodukte 251.
— Bau 249.
— Beziehungen zum Kern 253.
— Einschlüsse 251.
— Entstehung 32.
— Epistrophe 255.
— Flächenstellung 254.
— Gestalt 247.
— Grana 249.
— Lagerung 252.
— Profilstellung 254.
— Stroma 249.
— Systrophe 255.
— Teilung 33.
— Umlagerungen 254.
Chondriosomen 19.
Chromatinkörnchen 22, 30.
Chromatophoren 30.
— Entstehung 32.
Chromatophoren in Fortpflanzungszellen 33.
— Teilung 33.
— in Vegetationsspitzen 32.
Chromoplasten 30.
Chromosomen 47.
Coenobien 16.
Coleogen 360.
Columella 87, 559.
Cribralteil 322.
Cuticula 99.
Cuticularepithel 116.
Cuticulare Transpiration 102.
Cuticularisierung der Epidermis 99.
Cuticularnaht 113.
Cuticularschicht 99.
Cutin 99.
Cystiden 400.
Cystolithen 495.
Cytoplasma 19.

Dauergewebe 59.
Deckhaare 119.
Deckzellen der Wurzelhüllen 218.
— der Baststränge 188.
— — inneren Drüsen 481.
Dermatogen 80, 81.
Dermatosomen 39.
Dermocalyptrogen 84.
Diaphragmen 170, 413.
Diastase 470.
Dickenwachstum 608.
— anormales 643.
— der Cycadeen 653.
— der Dikotylen 610.
— fleischiger Wurzeln 650.
— der Gymnospermen 640.
— — Laminariaceen 654.
— — Lianenstämme 644.
— — Monokotylen 641.
— normales 608.
— Konstruktionsvariationen 652.
— der Palmen 608.
— primäres 608.
— der Pteridophyten 654.
— sekundäres 608.
— der Wurzeln 612.
Digestionsdrüsen 467.
Dilatationsparenchym 647.
Druckfestigkeit 158, 174.
— gegen longitudinalen Druck 158, 175.
— — radialen Druck 158, 174.
Drusen von Kalkoxalat 492.
Drüsen 454.
— äußere 475.
— Bedeutung 478, 483.
— Drüsenraum 454.
— Entleerungsapparat 481.
— Hautdrüsen 475.
— innere 479.
— lysigene 454, 479.
— Köpfchendrüsen 459.
— Schilddrüsen 459.
— schizogene 454, 479.
— Schutzhüllen 483.

Drüsen, Sekretionsvorgang 476, 477.
Drüsenflächen 475.
Drüsenflecke 475.
Drüsenhaare 475.
Drüsenschuppen 476.
Drüsenwand 482.
Drüsenzotten 475.
Durchlaßzellen der Endodermis 342.
— — Exodermis 217.
Durchlüftungsgewebe 406, 411.
Durchlüftungsräume 406.
— Beziehungen zur Assimilation 408.
— Beziehungen zur Atmung 407.
— — — Transpiration 409.
— Form 406.
— Wandbeschaffenheit 407.
Durchlüftungssystem 404.
— Ausgänge 414.
— Entwickelungsgeschichte 448.
— des Holzkörpers 625.
— der Sumpf- und Wasserpflanzen 410.
Dynamisches Bauprinzip 516.

Eckenkollenchym 149.
Eisodialöffnung der Spaltöffnungen 415.
Eiweißschläuche 490.
Eiweißsubstanzen 388.
Elaioplasten 35.
Elaiosome 398.
Elastizität der mechanischen Zellen 153.
Elateren 521.
Elementarorgan 14.
Elementarorganismus 14.
Embryoträger als Saugorgan 227.
Emulsin 490.
Endodermis 340.
— Beziehungen zu Klima und Standort 344.
— Durchlaßzellen 342.
— Entwicklungsgeschichte 359.
— Funktion 344.
— Mechanische Verstärkungen 343.
— Membranbeschaffenheit 341.
Endosperm, Entstehung 49.
— als Speichergewebe 392.
Endospermhaustorien 226.
Energide 61.
Entleerungsapparat innerer Drüsen 481.
— Ausführungsspalten 481.
— Deckel 481.
— Deckzellen 481.
— Spaltwände 481.
Epidermis 98.
— Anhangsgebilde 117.
— Anthokyan im Zellsaft 111.
— Außenwände 99.
— einschichtige 99.
— Entwicklungsgeschichte 137.
— Funktion 100.
— Glanz derselben 106.
— Innenwände 108.
— Lichtperzeption 574.
— Mechanische Bedeutung 104.
— mehrschichtige 115.
— Nebenfunktionen 113.
Epidermis, Oberflächenbeschaffenheit 105.
— schleimige Verdickungen 109.
— Schutzmittel gegen Tiere 105.
— Schutzmittel gegen Transpiration 100.
— Seitenwände 107.
— sekundäre 137.
— Tüpfel in den Außenwänden 115.
— Veränderungen im Alter 106.
— Verzahnung 107.
— Wachsüberzüge 103.
— als Wassergewebsmantel 109, 139.
— Wellung der Seitenwände 107.
— Zellformen 99.
— Zellinhalt 109.
Epinastie des Holzkörpers 632.
Epistrophe 255.
Epithem 461.
— Bau 461.
— Funktion 463.
Epitrophie 632.
Ersatzfasern 621.
Erstarkung der Vegetationsspitze 608.
Erythrophyll 111.
Exkretbehälter 454, 487.
— Entwicklungsgeschichte 499.
— der Thallophyten 498.
Exkrete 454.
Exodermis 211, 217.
Exotrophie 633.

Farnsporangium, sein Öffnungsmechanismus 518.
Faser, neutrale 156.
Faserkörper 217.
Faserschichten 380.
— der Antheren 513.
Fasertracheiden 622.
— bei Monokotylen 643.
Feilhaare 121.
Fermentbehälter 490.
Festigkeit der Bastzellen 153.
— des Kollenchyms 155.
Festigkeit gewöhnlicher Zellulosewände 155.
Festigkeitsmodul 154.
Festigung 44, 53.
Fette 390.
Fibrillen 597.
Fibrovasalstränge 323.
Filarplasma 18.
Fluggewebe 509.
Flughaare 508.
Folgemeristeme 72, 91.
Formelemente der Pflanzen 13.
Frühholz 631.
Frühlingsholz 631.
Fukosan 400.
Fühlborsten 547.
Fühlhaare 547.
Fühlhörner 544.
Fühlleiste 555.
Fühlpapillen 542.
Fühlpolster 546.
Fühltüpfel 115, 539.
Füllgewebe der Lenticellen 444.

Füllung des Trägers 156.
Funktionen der Gewebe 52.
Funktionslose Merkmale 2.
Funktionsverlust 2.
Funktionswechsel 3.
Fußstück der Haare 118.
Futtergewebe 397, 398.
Futterhaare 399.
Futterkörperchen 398.

Galactane 386.
Gangförmige Sekretionsorgane 483.
Gaswechsel 404.
— Assimilationsgaswechsel 405.
— Atmungsgaswechsel 405.
Gefäßbündel 322.
— Anastomosen 356.
— Anordnung 345.
— Bautypen 324.
— bikollaterale 329.
— Endigungen 337.
— Entwickelungsgeschichte 359.
— gemeinsame 346.
— geschlossene 90.
— getrenntläufige 346.
— kollaterale 328, 333.
— konzentrische 324, 331.
— markständige 351.
— offene 90.
— Orientierung in Stamm und Blatt 329, 333.
— radiale 326, 332.
— reduzierte 302.
— rindenständige 352.
— rudimentäre 325.
— stammeigene 346.
— vereintläufige 346.
— Verlauf 345, 354, 355.
Gefäße 289.
— Bau 289.
— Entwickelungsgeschichte 361.
— Funktion 294.
— des Holzkörpers 620.
— Inhalt 294.
— Rückbildung bei Wasserpflanzen 302.
— Verwendung 301.
— Zucker in den Gefäßen des Holzes 630.
— Gefäßteil 322.
Geleitzellen 313.
Gelenkpolster 527.
Gerbstoffbehälter 489.
Gerbstoffe 35, 489.
Gewebe 46.
— allgemeine Bauprinzipien 53.
— anatomisch-physiologische Einteilung 57.
— echte 51.
— Entstehung 46.
— Funktionen 52.
— Funktionswechsel 3.
— Haupt- und Nebenfunktion 52.
— Korrelationen 55.
— unechte 51.
Gewebeart 57.
Gewebeform 57.
Glanzkörperchen 566.
Gleitendes Wachstum 73.
Gleitmechanismus 479.
Globoide 389.
Glukose 382.
Glykoside 35.
Granula 64.
Granulose 383.
Grundmeristem 90.
Grundparenchym 90.
Gummidrüsen 475.
Gummigänge 483.
Gummiharze 484.
Gurtungen der Träger 156.

Haare 117.
— Ankerhaare 190.
— Borstenhaare 121.
— Brennhaare 121, 495.
— Büschelhaare 121.
— Deckhaare 119.
— Flughaare 508.
— als Haftorgane 189, 190.
— innere 113.
— Keulenhaare 223.
— Kletterhaare 189.
— Köpfchenhaare 223.
— als Nektarien 473.
— — reizperzipierende Organe 547.
— Saughaare 220.
— Schildhaare 121.
— Schuppenhaare 121.
— als Schutzmittel gegen Tiere 121.
— — Schutzmittel gegen Transpiration 119.
— — Sekretionsorgane 457.
— Sternhaare 121, 443.
— als wasserabsorbierende Organe 219.
Haarfilz 120.
Haarverlust 124.
Hadrozentrische Gefäßbündel 324, 331.
Hadrom 322.
Hadromal 39.
Hadromparenchym 322.
Haftorgane der Samen und Früchte 191.
Haftscheiben 193.
Hartschicht der Samen 396.
Harzbehälter 487.
Harzdrüsen 475.
Harzgänge 483.
Hauptfunktion eines Gewebes 52.
Haustorialkern 235.
Haustorien der Embryonen 225.
— — Keimpflanzen 227.
— — Parasiten 234.
— — Pilze 240.
— — Sporogone 231.
Hautdrüsen 475.
Hautgelenk der Spaltöffnungen 446.
Hautschicht der Protoplasten 20.
— als reizperzipierendes Organ 537.
Hautsystem 97.
— Entwickelungsgeschichte 137.
— der Thallophyten 134.
Hemizellulosen 39, 386.

Herbstholz 631.
Hinterhof der Spaltöffnungen 415.
Hoftüpfel, Bau 291.
— Entwickelungsgeschichte 361.
— Funktion 298.
Holzfasern 619.
Holzkörper 618.
— Anordnung der Gewebe 626.
— Durchlüftung 625.
— Elementarorgane 618.
— Jahresring 631.
— Kernholz 640.
— der Lianenstämme 645.
— — Splintholz 640.
— Veränderungen in der Beschaffenheit 640.
Holzmarkstrahlen 624, 630.
Holzparenchym 621.
— Funktion 621.
Hydathoden 455.
— Bau und Anordnung 455.
— biologische Bedeutung 466.
— Funktion 463.
Hygroskopische Mechanismen 512.
Hyphen 54.
Hyponastie des Holzkörpers 623.
Hypotrophie 623.

Idioblasten 46.
Idioplasma 24, 61.
Imbibitionsmechanismen 512.
Initialzellen 75, 79.
— des Cambiumringes 613.
Interkalares Wachstum 71, 170.
Interzellularräume als Durchlüftungsräume 406.
— als Sekretbehälter 479.
— — Wasserspeicher 382.
Intussuszeptionswachstum 40.
Inulin 387.

Jahresring 631.
— Bedeutung 636.
— Verdoppelung 637.
— Zustandekommen 634.
Jaminsche Kette 299.

Kalk, kohlensaurer 39, 495.
— oxalsaurer 39, 491.
Kalkdrüsen 466.
Karyokinese 48.
Keimplasma 24.
Kern s. Zellkern.
Kerngerüst 22, 29.
Kernholz 640.
Kernkörperchen 22, 29.
Kernplatte 47.
Kernsaft 22, 29.
Kernspindel 48.
Kernteilung 29.
Kernwand 22, 29.
Kiemenorgane 410.
Kieselkörper 497.
Kieselzellen 497.
Kinoplasma 29.
Klammerzellen 180.
Kleberschicht als Drüsengewebe 470.
Kletterhaare 189.
Knorpelkollenchym 149.
Körnchenüberzug 103.
Kohäsionsmechanismen 517.
Kohlehydrate, Auswanderung aus dem Assimilationssystem 270.
— Wanderung im Leitungssystem 306.
— als Reservestoffe 383.
Kollaterale Gefäßbündel 328, 333.
Kollenchym 147.
— Verdickungsweise 149.
— Festigkeit und Elastizität 155.
Kolleteren 478.
Konstruktionsvariationen 5.
Konzentrische Gefäßbündel 324, 331.
Kork 125.
— Bau der Korkzellmembran 126.
— Dehnbarkeit und Elastizität 130.
— Durchlässigkeit für Gase 130.
— — — Wasser 128.
— Entwickelung 131.
— Inhalt der Korkzellen 127.
— als Schutzmittel gegen Transpiration 128.
— — — Vernarbungsgewebe 131.
— Wärmeleitungsvermögen 130.
Korkhäute 127.
Korkkrusten 127.
Korrelation der Gewebe 55.
Korrelationsmerkmale 4.
Kristallbehälter 491.
— Anordnung 493.
— Bedeutung 494.
— Form 492.
— im Holzkörper 624.
— in der sek. Rinde 617.
Kristallfasern 494.
Kristalloide 388.
Kristallsand 491.
Krustenüberzug 103.

Leitbündel 321 s. auch Gefäßbündel.
— Bau 321.
— einfache 322.
— Endigungen 337.
— zusammengesetzte 322.
Leitergefäße 290.
Leitparenchym 306.
— des Holzkörpers 624.
— der sek. Rinde 616.
Leitung der Assimilationsprodukte 306.
— des Wassers und der Nährsalze 288, 295.
Leitungssystem, allgemeine Bauprinzipien 286.
— Entwickelungsgeschichte 359.
— der Thallophyten 357.
Lenticellen 444.
— Bau 444.
— Entwickelung 449.
— Füllgewebe 444.
— Funktion 445.
— Verteilung 446.
Leptomparenchym 322.
Leptomteil 322.

Leptozentrische Gefäßbündel 324, 337.
Leukoplasten 31.
Libriform 147.
Libriformfasern im Holzkörper 619, 622, 623.
Lichtfänge 114.
Lichtlage, fixe 572.
Lichtperzeption 571.
Lichtsinnesorgane 572.
Ligninsäuren 39.
Linsenversuch 575.
Lückenkollenchym 149.
Luftgewebe 411.
Luftkanäle 406.
Luftlücken 406.
Luftspalten 406.
Luftwurzeln, Absorptionsgewebe 215.
— Pneumathoden 446.
— Statolithenorgane 562.

Makrosklereiden 151.
Mannane 386.
Margo der Hoftüpfel 291.
Mark 348.
Markflecke 625.
Markstrahlen, primäre 348.
— sekundäre 614.
— — Entstehung 614.
— — des sek. Holzes 624.
— — der sek. Rinde 617.
Markstrahlinitialen 615.
Markstrahlzellen, eiweißreiche der Abietineen 618.
— des Holzes 624.
— liegende 624.
— der sek. Rinde 617.
— stehende 625.
Materialersparung 54.
Mechanisches System 143.
— — Abhängigkeit von äußeren Einflüssen 181.
— — in biegungsfesten Organen 160.
— — in Blatträndern 177.
— — in druckfesten Organen 174.
— — Entwickelungsgeschichte 184.
— — in schubfesten Organen 177.
— — der Thallophyten 183.
— — in zugfesten Organen 172.
Membranfalten, im Assimilationssystem 258.
— in der Epidermis 107.
Meristeme 71.
— Folgemeristeme 72, 91.
— primäre 71, 87.
— sekundäre 72, 91.
— Urmeristem 71.
Mestom 160, 322.
Mestomanastomosen 353.
Micellarreihen 513.
Micellen 512.
Milchröhren 314.
— Funktion 316.
— gegliederte 315.
— Inhalt 314.
— Nebenfunktionen 320.
— der Pilze 359.
Milchröhren, Plasmakörper 314.
— im sek. Holz 624.
— in der sek. Rinde 617.
— ungegliederte 316.
— Verlauf 316.
— Wandungen 314.
— Zusammenhang mit dem Assimilationssystem 317.
Milchsaft 314.
— Betriebskräfte bei der Bewegung 320.
— Schwankungen in der Zusammensetzung 317.
Milchsafthaare 321.
Milchzellen 321.
Mittellamelle 50, 126.
Mykorrhiza 232.
— ektotrophische 232.
— endotrophische 232.
Myrosin 490.

Nährsalze, Absorption derselben 204.
— Leitung 285, 288.
Nährschichten der Samenschalen 396.
Nährstoffe, Absorption der organischen 225.
Nebenfunktionen der Gewebe 52.
Nebenzellen der Spaltöffnungen 439.
Nebenwurzeln, Statolithenorgane derselb. 561.
Nektarien, extranuptiale 473.
— nuptiale 472.
Nervatur des Blattes 355.
Nervenparenchym 268.
Netzgefäße 290.
Neutrale Faser 156.
Nucleinkörper 22.
Nucleolus 22, 29.
Nutzeffekt, Prinzip des größten 54.

Oberflächenperiderm 132.
Oberflächenvergrößerung 54.
— im Absorptionssystem 203.
— — Assimilationssystem 258.
— — Leitungssystem 286, 288.
Ocellen 582.
Ölbehälter 487.
Öldrüsen 475.
Ölgänge 483.
Ophiurenzellen 152.
Opisthialöffnung der Spaltöffnung 445.
Osteosklereiden 152.

Palisadengewebe 247, 259, 264.
— Assimilationsenergie 257.
— Beziehungen zum Licht 272.
— Chlorophyllgehalt 256.
— Plastizität desselben 273.
— Schiefstellung der Zellen 270.
Palisadensklerenchym 152.
Palisadenzellen 247.
Pangene 61.
Parenchymscheiden, als Ableitungsgewebe 264, 268.
— Chlorophyllgehalt 264.
— als Schutzscheiden 340.
Pektinstoffe 39.

Pentosane 39.
Periblem 81.
Pericambium 327.
Pericykel 327.
Periderm 125.
Peristom 514.
Phelloderm 131.
Phellogen 91, 131.
Phelloide 128.
Phellonsäure 126.
Phloëm 323.
Phloëmscheide 325.
Phloionsäure 126.
Physoden 35.
Plasma s. Protoplasma.
Plasmahaut, äußere 20.
— Beziehungen zur Membranbildung 21.
— innere 20.
— als reizperzipierendes Organ 21.
Plasmastränge 28.
Plasmaverbindungen 37, 594.
Plasmodesmen 37, 594.
Plasome 39, 61.
Plastidule 61.
Plattenkollenchym 149.
Plerom 81.
Pneumathoden 414.
— der Luftwurzeln 446.
Polkappen 47.
Primordialtüpfel 361.
Procambium 89.
Proteinkörner 389.
Protoderm 88.
Protohadrom 360.
Protoleptom 360.
Protoplasma 16.
— Aggregatzustand 17.
— Anordnung und Verteilung 18.
— Elementarorgane 61.
— Funktionen 16, 17.
— Organe desselben 18.
— Strömungserscheinungen 19.
Protoplast 16.
Pyrenoide 252.

Quellschichten 379.
Querschnittsform, Erhaltung derselben 169.

Radiale Gefäßbündel 326, 332.
— — Abweichungen 327.
Randtüpfel 115, 581.
Randspalten 581.
Randzellen 74.
Raphiden 492, 494.
Reihencambium 331, 613.
Reizbewegung 537.
Reize 535.
Reizkette 535, 592.
Reizleitung 592.
— plasmatische 594.
— interzelluläre 594.
— intrazelluläre 597.
— Schnelligkeit 593.
Reizleitungssystem von Mimosa pudica 599.
Reizperzeption 535.
Reizperzipierende Organe 535, 536.
Reservestoffbehälter 389.
Reservestoffe 383.
— Aleuronkörner 389.
— Amide 388.
— Amyloid 386.
— Eiweißstoffe 388.
— Fette 387.
— Hemizellulosen 386.
— Inulin 387.
— Kohlehydrate 383.
— Reservezellulose 386.
— Saccharose 387.
— Stärke 383.
— stickstoffhaltige 388.
— stickstofflose 383.
— Verteilung in den Speichergeweben 392.
— Zuckerarten 387.
Reusenhaare 194.
Rhizoiden 211, 240.
— der Farnprothallien 211.
— — Laubmoose 212, 233.
— — Lebermoose 211.
— — Zäpfchenrhizoiden 212.
Rinde, primäre (Außenrinde) 348.
— sekundäre 615.
— — Leitparenchym 616.
— — Leptom 616.
— — Markstrahlen 617.
— — Mechanische Elemente 616.
Rindenmarkstrahlen 617.
Ringelborke 133.
Ringelungsversuche 311, 621.
Ringgefäße 290.
Rotation des Plasmas 19.

Saftventile der Nektarien 472.
Salzdrüsen 465.
Sammellinsen, epidermale 574.
Sammelzellen 267, 457.
Sammetblätter 114, 576.
Saprophyten, Absorptionsgewebe 231.
Saugblasen 227.
Saugfortsatz 235.
Saughaare 220.
Saugschuppen 220, 223.
Säulenfestigkeit 158, 175.
Säulenzellen 152.
Schattenblätter 274.
Scheinnerven 177.
Scheitelwachstum 75.
Scheitelzelle 75, 76.
— dreiseitig pyramidale 77.
— Individualität 93.
— als Lücke im Zellwandnetz 94.
— Mehrzahl von Scheitelzellen 75, 78.
— vierseitig pyramidale 78.
— zweischneidige 76.
Schildhaare 121.
Schirmvorrichtung, bei Meeresalgen 134.
Schlafbewegungen 528.
Schleimdrüsen 475, 478.
Schleimendosperm 392.

Schleimgänge 483.
Schleimgewebe 378.
Schleimhaare 193.
Schleimkork 379.
Schleimmembranen 39.
Schleimzellschichten 378.
Schließhaut 37.
— der Hoftüpfel 291.
— Perforation derselben 37, 594.
Schließzellen der Spaltöffnungen 414.
— Bauchwand 415.
— Chlorophyll- und Stärkekörner 424.
— Inhalt 416.
— Rückenwand 415.
— Turgor 417, 427.
Schmarotzerpflanzen, Absorptionsgewebe 234.
Schubfestigkeit 177.
Schuppenborke 133.
Schuppenhaare 121.
Schüttelversuche 569.
Schutzscheide 340.
Schwammparenchym 247.
— Funktion desselben 267.
— als Transpirationsgewebe 409.
— — Zuleitungsgewebe 267.
Schwimmgewebe 511.
Schwimmholz 644.
Sekretbehälter 479.
Sekrete 453.
Sekretgänge der sek. Rinde 617.
Sekretionsorgane 453, 455.
— Entwickelungsgeschichte 499.
— der Thallophyten 498.
Sekretzellen 453.
— der gangförmigen Sekretionsorgane 484.
— — inneren Drüsen 480.
Selbstregulation 9.
Septalnektarien 472.
Siebfelder 363.
Siebplatten 307.
— Callus 308.
Siebröhren 307.
— Bau 307.
— Entwickelungsgeschichte 361.
— Funktion 310.
— Inhalt 308.
— der Lianen 650.
— — sek. Rinde 616.
— — Thallophyten 358.
Siebteil 322.
Sinnesepithel 536.
Sinnesorgane 535.
— allgemeines Bauprinzip 536.
— für Lichtreize 571.
— — mechanische Reize 538.
— — den Schwerkraftreiz 556.
Sinneszellen 537.
Sklereiden 150.
Sklerenchym 150.
Sklerotien, Speichergewebe derselben 400.
— Epidermis derselben 135.
Sonnenblätter 274.
Spaltöffnungen 414.
— Atemhöhle 414.
Spaltöffnungen, Atemhöhle, äußere 429.
— — innere 423.
— Bau und Mechanik 414.
— Bauchwand 415.
— Bedeutung für den Gaswechsel 425.
— Beziehungen zur Assimilation 425.
— — — Atmung 425.
— — zu Klima und Standort 429.
— — zur Transpiration 426.
— Eisodialöffnung 415.
— Entwickelungsgeschichte 448.
— Funktionsverlust 433, 441.
— Funktionswechsel 443.
— der Gramineen 419.
— der Gymnospermen 436.
— Hautgelenk 416.
— Hinterhof 415.
— Lage und Verteilung 439.
— der Moose 437.
— Nebenzellen 439.
— Opisthialöffnung 415.
— der Pteridophyten 437.
— Rückenwand 415.
— rückgebildete 442.
— der Saxifragaceen 435.
— Scheitelgelenk 421.
— Schließzellen 414.
— der Schwimmpflanzen 434.
— Verstopfungseinrichtungen 433.
— Vorhof 415.
— Wirkung äußerer Einflüsse 427.
— der Xerophyten 429.
— Zentralspalte 415.
Spaltwände 481.
Speichergewebe 389.
— für Atmungsstoffe 396.
— — ökologische Zwecke 397.
— — plastische Baustoffe 389.
— — Wasser 373.
Speicherstoffe 383.
— Aleuronkörner 389.
— Amide 388.
— Amyloid 386.
— Eiweißstoffe 388.
— Fette 387.
— Hemizellulosen 386.
— Inulin 387.
— Kohlehydrate 383.
— Reservezellulose 386.
— Saccharose 387.
— Stärke 383.
— stickstoffhaltige 388.
— stickstofflose 383.
— Verteilung 392.
— Zuckerarten 387.
Speichersystem 371.
— der Thallophyten 399.
— Typen der Stoffspeicherung 392.
Speichertracheiden 380.
Speicherzellen, Anordnung 394.
— Form 393.
— Inhalt 389.
— Wandungen 393.
Spicularzellen 152.

Spindelfasern 48.
Spiralgefäße 290.
Spiralzellen 382.
Splintholz 640.
Sporogone, Absorptionsgewebe 231.
— Assimilationssystem 276.
Stabzellen 151.
Stäbchenüberzug 103.
Stärkebildner 34, 384.
Stärkekörner 383.
— Auflösung 385.
— Bau 384.
— chemischer Aufbau 383.
— in Chloroplasten 251.
— einfache 383.
— Entstehung 384.
— Form 383.
— im Leitparenchym 271.
— — Palisadengewebe 271.
— physikalischer Aufbau 384.
— der Schließzellen 426.
— im Schwammparenchym 271.
— in den Speichergeweben 392.
— als Statolithen 556.
— zusammengesetzte 383.
Stärkescheide 562.
Stärkesicheln 562.
Stärkezellulose 383.
Statocysten 557.
Statolithen 556.
Statolithenorgane 557.
— der Blütenteile 566.
— — Stengel und Blätter 562.
— — Wurzeln 559.
Staubgrübchen bei Baumfarnen 446.
Stegmata 497.
Steinborke 134.
Steinzellen 150.
Stele 332.
Stereiden 144.
Stereom 144.
— Entstehung 184.
Sternhaare 121, 443.
Stigma 585.
Stomata s. Spaltöffnungen.
Strebezellen 152.
Streifung 38.
Stützwurzeln 176.
Suberin 126.
Suberinlamelle 126.
Suberinsäure 126.
Suspensor 227.
Systrophe 255.

Teilfunktionen 52.
Teilungsgewebe 71.
Thyllen 304.
Tonoplasten 21.
Torus der Hoftüpfel 291.
Tracheen 289 (s. Gefäße).
Tracheiden 289.
— Bau 289.
— Funktion 294.
— Inhalt 294.
Tracheiden im sekundären Holz 620.
Tracheidensäume 338.
Träger 156.
— I-Träger 156.
— gemischte 168.
— zusammengesetzte 161.
Transfusionsgewebe 338.
Transpiration, Beziehungen zum Durchlüftungssystem 409.
— — zu den Spaltöffnungen 426, 428, 429.
— cuticulare 102.
— Herabsetzung durch die Epidermis 100.
— — — Haare 119.
— — — das Korkgewebe 128.
— — — Wachsüberzüge 103.
— stomatäre 102.
Transpirationsgewebe 409.
Transversalmeristem 84.
Trennungsphelloide 133.
Trichite 384.
Trichome s. Haare.
Trichterzellen 247, 269.
Tüpfel 37.
Turgor 34.
— als Mittel zur Festigung 144.
— reizbarer Bewegungsgewebe 531.
— der Spaltöffnungszellen 417.

Übergangszellen 338.
Unterschiedsempfindlichkeit für Lichtreize 576, 584.
Urmeristem 71, 74.

Vakuolen 34.
— pulsierende 35.
Vakuolenhaut 20.
Vakuolenwand 34.
Vasalteil 322.
Vegetationspunkt der Wurzel 82.
Vegetationspunkte mit einer Scheitelzelle 76.
— — mehreren Scheitelzellen 78.
Vegetationswasser 201.
Verdauungsdrüsen der Insektivoren 467.
— — Keimpflanzen 470.
Verdickungsring 640.
— Bau 642.
— Entstehung in Stämmen 640.
— — bei Monokotylen 641.
— — — Wurzeln 642.
— in Lianenstämmen 645.
— — fleischigen Wurzeln 651.
— — krautigen Stengeln 652.
Verholzung der Zellwand 39.
— Einfluß auf die Festigkeit 155.
Vernarbungsgewebe 131.
Verzahnung der Epidermiszellen 107.
Vielzellbildung 49.
Vorhof der Spaltöffnung 415.
Vorläuferspitze 408.

Wachsüberzüge 103.
— Einfluß auf die Transpiration 103.

Wachsüberzüge als Schutzmittel gegen Tiere 104.
Wanderstärke 272.
Wärmeleitungsvermögen des Korkes 130.
Wasser, Ausscheidung desselben 455.
Wasser, Bedeutung für die Pflanze 201.
— Leitung desselben 288.
— Speicherung desselben 373.
Wasserabsorption durch Bodenwurzeln 204.
— — Laubblätter 219.
— — Luftwurzeln 215.
— — Moosblätter und -stämmchen 218.
Wasserausscheidung durch Hydathoden 455, 463.
Wasserblasen 110.
Wasserdrüsen 463.
Wassergewebe 373.
— äußere 374.
— Bau 373.
— Funktion 376.
— Inhalt 373.
— innere 374.
— bei Moosen 378.
— — Wandungen 373.
Wassergewebsmantel 109.
Wasserkelche 467.
Wasserleitung 288. 294.
— in Bäumen 294, 298.
— Betriebskräfte 299.
— im Frühlingsholz 636.
— in krautartigen Pflanzen 298.
— — Laubmoosstämmchen 293.
— — Lianenstämmen 303.
Wasserleitungsröhren 289.
Wasserleitungssystem 288.
— Ausbildung bei verschiedenen Ansprüchen 301.
— Einfluß äußerer Faktoren auf die Ausbildung 302.
— in Laubmoosstämmchen 293.
— — Lianenstämmen 303.
— — Wasserpflanzen 302.
Wasserspalten 461.
Wasserwurzeln 561.
Weichbast 615.
Wellenblechkonstruktionen 164.
Wundkork 131.
Wurzeldruck 298.
Wurzelhaare 204.
— Anzahl 205.
— Ausscheidungen 208.
— Bau 206.
— Entstehung 205.
— Funktion 208.
— mechanische Bedeutung 209.
— Reizbarkeit 208.
— der Saprophyten 231.
— Wachstum 207.
Wurzelhaube 83.
Wurzelhülle 215.
Xanthophyll 250.
Xylan 39.
Xylem 322.
Zäpfchenrhizoiden 212.
Zelle 13.
— Bau 16.
— Bedeutung und Wesen 13.
— als Elementarorgan 14.
— — Elementarorganismus 14.
— — Formelement 14.
— Größe der Zellen 41.
Zellennaht 113.
Zellenstaat 16.
Zellfaden 13.
Zellfläche 13.
Zellfusionen 16.
Zellhaut 36 (s. Zellwand).
Zellkern 22.
— Bau 22.
— Form 22, 26.
— Funktion 23.
— Größe 23.
— Lagerung 25.
— Teilung 47.
— Zahl 23.
Zellkolonien 16.
Zellkörper 13.
Zellplatte 48.
— transitorische 49.
Zellreihen 14.
Zellsaft 34.
Zellsaftraum 34.
Zellteilung 46.
Zellulose 39.
Zelluloseschicht 99, 126.
Zellwand 36.
— Aschenbestandteile 39.
— Bau 36.
— Bildung 21.
— chemische Zusammensetzung 39.
— Dickenwachstum 40.
— Entstehung 40.
— Flächenwachstum 41.
— innere Differenzierung 37.
— Schichtung 38.
— Streifung 38.
— Verdickung 36.
— Verholzung 39.
— Verkorkung 39.
— Verschleimung 40.
— Wachstum 40.
Zentralkörper 30.
Zentralzylinder 332.
Zirkulation des Protoplasmas 19.
Zuckerarten 387.
Zugfasern 633.
Zugfestigkeit 158, 172.
Zuleitungsgewebe 265.
Zwergzellen 99.
Zwischenwanddrüsen 477.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

SCIENCE

MAY 20 1963

JAN 6 1965

JAN 10 1965

APR 8 1965

FEB 2 1965

FEB 22 1965

JUL 3 1965

FEB 11 1966